

Dr. GRASTYÁN ENDRE

ORIENTÁCIÓ ÉS MEGERŐSÍTÉS

MTA doktori értekezés

1973

TARTALOMJEGYZÉK

ELŐSZÓ

BEVEZETÉS

- *Az orientációs és megerősítés fogalmai a klasszikus és instrumentális kondicionális koncepciókban*
 - *A tanulás természete*
- Definíció kísérletek – A tényszerű definíció – Teoretikus definíciók

ELSŐ RÉSZ – AZ ORIENTÁCIÓ TEORETIKUS PROBLÉMÁI

I. FEJEZET

Az asszociációs elv jelentősége a tanuláselméletekben
A percepció és az asszociáció viszonyáról
A percepció mint diszkriminációs probléma
A szignalizációs teória és a megismerés

II. FEJEZET

Az orientációs válasz jellemzői és jelentősége a pavlovi koncepcióban

MÁSODIK RÉSZ – ORIENTÁCIÓS KÍSÉRLETEK

III. FEJEZET

A hippocampus
Diszkriminált instrumentális megközelítő és elhárító válaszok hippocampális elektromos kísérőjelenségei
Általános megfigyelések – A feltételes válaszok kialakulása
– Overtraining – Differenciálás és habituáció –
A feltételes szignálok inadekvat szituációban okozott hatásai
– Néhány következtetés

IV. FEJEZET

*A hippocampalis elektromos aktivitás és magatartás közti
viszonnyal kapcsolatos főbb álláspontok*

A több faktor álláspont (I)

Approach – Orientáció – Információ tranzakció

*A hippocampus lézió következményei egyszerű differenciált
és több választásos késleltetett megközelítő válaszon*

Spontán magatartás – Egyszerű megközelítő válasz

– A differenciálási procedúra – Késleltetett többválasztásos válasz

Több-faktor álláspont (II)

Általános éberség – A figyelem fókuszolása – Döntés

A theta ritmus motivációs teóriái

A theta ritmus mozgás teóriái

V. FEJEZET

Az orientációs válasz és a feltételes válasz viszonya

Metodológiai megfontolások

A CS és a megerősítés térbeni eltávolítását kísérő jelenségek

*Kísérleti procedúra – Habitáció – Térbeni diszkontiguitás –
korai jelenségei – Az extrém térbeni diszkontiguitás.*

Az orientáció és a célválasz interferálása –

A térbeni kontiguitás helyreállításának hatása –

A célválaszok helyreállása a térbeni diszkontiguitás

fenntartásakor – A feltételes orientációs válasz keletkezése:

*megerősítés vagy diszkrimináció? A DisCS másodlagos
megerősítő hatása.*

A térbeni diszkontiguitás elektrofiziológiai jelenségei

*Elektromos jelenségek a corpus geniculatum lateraleban
kondicionálás során (a PGO hullám)*

A kondicionálást kísérő kiváltott potenciál változások

VI. FEJEZET

A térbeni diszkontiguitás konklúziói:

Szükségszerű feltétele-e a térbeni kontiguitás a kondicionálásnak?

Lehet-e az orientációs válasz a tulajdonképpeni feltételes válasz?

Ismert vagy ismeretlen az orientációt okozó inger?

HARMADIK RÉSZ – A MEGERŐSÍTÉS TEORETIKUS PROBLÉMÁI

VII. FEJEZET

A megerősítés álláspontjai és a kontiguitási álláspontok

A megerősítés demonstrációs példái

A klasszikus táplálkozási feltételes reflex –

A védekező feltételes reflex – Az instrumentális

viscerális válasz – A megerősítés mint a magatartási

válasz jelentkezési valószínűségével összefüggő hatás –

Szenzoros prekondicionálás – Latens tanulás –

Az indifferens inger megerősítő hatása –

Megerősítés kontiguitás nélkül?

VIII. FEJEZET

A megerősítési koncepciók ellentmondásai:

A pavlovi koncepció és a megerősítés

Az effektus törvény és a drive redukciós princípium

IX. FEJEZET

A motiváció és a megerősítés viszonya

A primér megerősítés paradoxona

A másodlagos megerősítés paradoxona

Éhség és étvágy viszonya

Miért averzív állapot az éhség?

Az étvágy és apozitív megerősítés mint a

gátlás megszűnésének következménye

A konzumatív és appetitív mechanizmusok

viszonya a megerősítésben

A fájdalom-félelem paradoxon és a negatív

megerősítés problémája

X. FEJEZET

*A drive és megerősítés hypothalamicus
mechanizmusának természetéről*

*A hypothalamus species-specifikus funkciói
és az orientációs-exploratív reakció viszonya*

Az éhség, a szatiáció és a megerősítő hatás mechanizmusa

A hypothalamus paradoxonjai mögötti prekonceptiókról

XI. FEJEZET

A motiváció, megerősítés és emóció viszonya

A konzumatív megerősítési hipotézis kritikája

A nem megerősítő álláspont

A kondicionálás idői paradoxona

*A megerősítés mechanizmusa a kiváltott
potenciál mechanizmusának tükrében*

NEGYEDIK RÉSZ – MEGERŐSÍTÉSI KÍSÉRLETEK

XII. FEJEZET

*Meso-diencephalis struktúrák elektromos ingerlésének
motivációs és megerősítő hatásai*

A feltételes reflex aktivációja

*A reguláció tükröződése a hypothalamus
motivációs effektusaiban*

Az indifferens szituáció – A pedál kikapcsolási szituáció

XIII. FEJEZET

Írányspecifikus mozgásminták és motivációi:

A rebound effektus és a megerősítés mechanizmusa

A mozgásirány változásai folyamatos ingerlés alatt –

A rebound megjelenési formái –

A rebound és a megerősítő hatás

A megerősítés gátlás-redukciós és gátlásos hipotézise

Öningerlés és rebound

A kontraverzív rendszer és a pozitív visszacsatolás

XIV. FEJEZET

Az averzív motiváció és az alvás viszonya

XV. FEJEZET

*Megközelítő válasz végrehajtásának akadályozása
és az akadály megszűnése, mint az averzív motiváció
és a pozitív megerősítés modell folyamatai*

ÖTÖDIK RÉSZ – VÉGKÖVETKEZTETÉSEK

XVI. FEJEZET

*Percepció vagy asszociáció? Szükséges-e megerősítés
A klasszikus és instrumentális kondicionálás viszonya
és az orientációs hipotézis*

IRODALMI HIVATKOZÁSOK

*„O, this learning, what a thing it is”
(Shakespeare. The taming of the shrew.)*

B E V E Z E T É S

AZ ORIENTÁCIÓ ÉS MEGERŐSÍTÉS FOGALMAI A KLASSZIKUS ÉS INSTRUMENTÁLIS KONDICIONÁLIS KONCEPCIÓKBAN

Bár az előszó durván körvonalazta a disszertáció problémáit, bővebb magyarázatot igényel, hogy miért és milyen összefüggésben került éppen az orientáció és a megerősítés fogalma a disszertáció címébe. Mindkét terminus jól ismert mind a klasszikus vagy pavlovi feltételes reflexszel, mind az instrumentális vagy operans válasszal foglalkozó diszciplínákban. Jelentőségük azonban egyrészt a vizsgált funkciók természetében rejlő különbségek, másrészt a mögöttük meghúzódó teoretikus nézetek eltérései és ellentétei miatt alapvetően különbözik a két nagy tábor képviselő szerzőknél. Ha a két fogalom ritkán szerepel együtt, annak legfőbb oka az, hogy a pavlovi koncepciónak ugyan szerves tartozéka az orientációs reflex, de a megerősítésnek itt nincs szisztematikusan kidolgozott elmélete, az instrumentális válaszra alapozott koncepciókban viszont a megerősítés elmélete ugyan döntő fontosságú, de az orientációs válasznak, mint jelenségnek a tipikus instrumentális válaszban nincs szerves helye. Mi a két terminus által jelzett funkciók és mechanizmusok közt szoros összefüggéseket tételezünk fel. A disszertáció egyik célja ennek bizonyítása lesz, és amennyiben ez sikeresnek bizonyul azt reméljük, hogy a két elemi tanulási jelenséget és a velük kapcsolatos teoretikus álláspontokat is közelíteni tudjuk egymáshoz.

Fentebb, sokakkal egyetértésben azt állítottuk, hogy a klasszikus feltételes reflexes koncepciónak nincs megerősítési teóriája. Később rá fogunk mutatni, hogy ez nem teljesen fedi a valóságot. **Pavlovnak** a megerősítés természetéről vallott álláspontja implicit módon a kapcsolás mechanizmusát illető nézeteiben fejeződik ki. Ezt a megerősítési mechanizmust mint látni fogjuk nem tekintik függetlennek az orientáció mechanizmusától.

Az orientációs válasz az angolszász pszichológiai vagy pszichofiziológiai koncepciókban rendszeresebben csak az elmúlt másfél évtizedben, részben **Sokolov** (1959; 1963) munkásságának befolyására, másrészt az exploratív magatartás és az indifferens inger megerősítő hatásával kapcsolatos munkákban (**Berlyne**, 1950, 1960, 1967), tehát többek közt éppen olyan összefüggésben jutott szerephez, mint amire

címünk is utal. A disszertációban kifejtésre kerülő álláspont azonban a formális hasonlóságok és bizonyos pontokon a konceptuális egyezések mellett lényegi vonásokban el is tér mind a klasszikus, mind az instrumentális válaszokra épített teoretikus konstrukcióktól. Annak érdekében, hogy várakozásait illetően ne vezessük félre az olvasót, továbbá, hogy a néha kaotikusnak ható gondolatmenetben látható legyen a végső cél, mindjárt kezdetben kísérletet fogunk tenni állításunk definíciószerű leszögezésére és a kurrens definíciókkal való szembeállítására.

Ez az eljárás számos kockázatot és nehézséget rejt magában. A tanulásnak nincs kodifikált definíciója, csak definíciói vannak. Tehát nehéz vagy szinte lehetetlen a kurrens pszichológiai álláspontot egyetlen vagy néhány olyan definícióba tömöríteni, amelyek amellet, hogy nem túl általánosak, tehát nem semmitmondók egyúttal elfogadhatók is. A másik alapvető nehézség az, hogy tények nélkül nehéz bizalmat kelteni egy olyan definíció iránt, mely első pillantásra szembetűnő hiányosságokat mutat.

A TANULÁS TERMÉSZETE

Definíció kísérletek.

A tanulás definícióit tényszerű vagy operatív és teoretikus kategóriákba szokás sorolni (Kimble, 1961). Az első olyan terminusokban írja le a tanulási jelenséget, amelyek a fizikai világ objektíven megfigyelhető eseményeire utalnak. A teoretikus definíció ezzel szemben vagy a tanulás általánosított feltételeire, vagy a mögötte álló alapvető mechanizmusra utal.

A tényszerű definíció.

Induljunk ki egy olyan tényszerű definícióból, amelyről Kimble (1961) a kondicionálási problémák egyik vezető authoritása azt állítja, hogy általánosan elfogadott:

„...learning refers to a more or less permanent change in behavior which occurs as a result of practice.” (Kimble, 1961, 2.o.)

Valójában e definícióban a tanulás a gyakorlat és a magatartásváltozás mint objektíven megfigyelhető független és függő változók köze ékelt, objektíve megfigyelhetetlen közti változó jelentkezik. A definíció egyik érdeme az, hogy a tanulást viszonylag permanens változásnak minősítve kizárja a tanulási kategóriából a motiváció, fáradás, szenzoros adaptáció kapcsán jelentkező magatartásváltozásokat. A definíció másik érdeme abból adódik, hogy a gyakorlatot a tanulás lényegi feltételeként jelöli meg, tehát kizár olyan magatartásváltozásokat, amelyek a szervezet érését, növekedését, öregedését vagy más hasonló fiziológiai változásokat kísérik.

Abból a körülményből, hogy a fenti meghatározásban a tanulás a közti változó sztátuszát kapja következik, hogy a magatartásváltozás, a teljesítmény (performance) nem más, mint csupán indexe a tanulásnak. A független változó, tehát a gyakorlati hatásaként megjelenő változás a teljesítményben jut kifejezésre, de rögtön hozzátehetjük, hogy szükségszerűen tág határok közt változóan, tehát megbízhatatlanul. Megbízhatatlanul azért, mert a teljesítményt azok a faktorok is befolyásolják, amelyeket kizárunk a tanulásból (pl. motiváció). Heurisztikus szempontból nézve az a haszna a definíciónak, hogy felhívja a figyelmet azokra a tényezőkre, amelyeknek a kontrollja nélkül a közti változóként felfogott tanulási folyamat valódi természete alig lenne megközelíthető.

Végző ítéletként azt kell mondanunk, hogy ha a fenti definíciót a tényszerű definíciók prototípusaként tarthatjuk számon, akkor az ilyen definíció egyetlen alapvető haszna az, hogy megtudjuk, hogy mi nem tanulás, de semmit nem tudunk meg magáról a tanulás természetéről. Éppen ezért többé-kevésbé mindenki egyet ért az ilyen definíciókkal, és ezért nem tartjuk őket feleslegesnek sem. Magának a **Kimble**-nek is – akitől a példát idéztük – azonban vannak aggályai azt illetően, hogy definíciója ebben a formában kifogástalanul betölti-e a kívánt szerepet és egy későbbi tanulmányában (**Kimble**, 1967) további kvalifikációt javasol.

Eszerint:

„...learning is a relatively permanent change in a behavioral potentiality which occurs as result of reinforced practice.” (Kimble, 1967, 82.o.)

A megerősítést azért húztam alá, mert ez az új elem, amivel kiegészült a definíció. A potenciális jelző a magatartásváltozás előtt, már az első definícióhoz fűzött kommentárban is szerepelt, tehát nem új. Lényegében arra utal, hogy a gyakorlat hatására kialakuló válasz nem szükségszerűen fordítódik le azonnal látható magatartásra, látens is maradhat. Ezzel pillanatnyilag nem kívánunk szembenézni, már csak azért sem, mert hasonló problémára lyukadnánk ki, mint amihez az új elemként szereplő „megerősítés” fogalom elemzése vezet.

Lássuk tehát, hogy miért látta **Kimble** szükségesnek a megerősítés fogalmának bevezetését a tényszerű definícióba. Eljárását azzal indokolja, hogy a megerősítést nem teoretikus, hanem gyakorlati értelemben használja, azaz nem lépi át a tényszerű definíció korlátait. Olyan eseményekre utal, amelyekről tapasztalatból tudjuk, hogy biztosítják a tanulás létrejöttét. Ha a teoretikusok többsége vonakodna a tényszerű definícióban a megerősítés fogalmát használni, azt annak a sajnálatos történelmi előzménynek tulajdonítja, hogy a megerősítés fogalma helytelenül egyértelművé vált a thorndikei effektus törvény vagy a hulli drive redukció fogalmaival. A nehézségek azonban akkor sem tűnnek el, ha ezzel az észrevétellel egyetértünk. A megerősítés fogalma véleményünk szerint szükségszerűen korlátozza a definíció univerzalitását. Kétségtelen tény, hogy empirikusan felismert megerősítő események bizonyos esetekben feltételei a tanulásnak. De joggal kérdezhetjük: van-e olyan tanulási forma, aminek a létrejöttéhez egyáltalán nem szükséges megerősítés? Ha feltételezzük, hogy ilyen nincs, csupán nem tudjuk még, hogy mi a megerősítés akkor máris egy erősen vitatható teoretikus álláspontot foglaltunk el.

Lássuk ezek után, hogy mi kényszerítette **Kimble**-t arra, hogy az eredeti definíciót a megerősítéssel kvalifikálja. Az az egyszerű meggondolás, hogy a megerősítés nélküli gyakorlat nem tanulást, hanem extinkciót eredményez. A gyakorlat minősítése nélkül tehát nem tudunk különbséget tenni tanulás és kioltás között. De joggal tehetjük fel a következő naivnak ható kérdést: miért kell elkülöníteni az extinkciót a tanulástól? Miért nem fogható fel maga a kioltás is a tanulás egy sajátos eseteként? Közismert tény, hogy a kioltás után a feltételes válasz gyorsabban helyreállítható, mint friss kialakításakor, másrészt, hogy bizonyos ágensekkel gátlástalanítható. Ebből következően a tanulási folyamat nem tűnt el, hanem legfeljebb

átalakult, ebben az értelemben valójában több, vagy komplexebb folyamattá vált, mint amilyen korábban volt.

Ha a habituációt sokakkal egyetértésben a tanulás egyik elemi formájaként fogadjuk el, akkor a kioltástól sincs jogunk megtagadni ezt a státuszt. Úgy is mondhatnánk, hogy kioltás során a szervezet azt tanulja meg, hogy elnyomjon egy korábbi tanulási folyamatot. Ez általában fokozatosan és nem ugrásszerűen következik be, tehát látható indexek segítségével, a magatartás valamelyik idői vagy amplitúdó paraméterével (pl. a latenciaidő növekedésével) mént csökkenő tendencia objektíven nyomon követhető egészen a magatartás teljes eltűnéséig. E terminális stádiumot követően kétségtelenül megszűnik az a magatartási mutató, amely indikálja a tanulást, mint közti változót, de ebből nem az következik, hogy a tanulási folyamat nincs, hanem az, hogy a választott magatartási paraméter alkalmatlan a kimutatásra. Ha nem erre a következtetésre jutunk, akkor azt a hibát követjük el, hogy a teljesítményt, mint függő változót összekeverjük, vagy azonosítjuk a tanulással, mint közti változóval.

Teoretikus definíciók.

A fenti gondolatmenet annak illusztrálására is szolgálhat, hogy a tanulást a legáltalánosabb formában sem lehet úgy definiálni, hogy ne merülnének fel alapvető nehézségek. Lássuk ezek után, hogy a definícióknak az a csoportja, amelyet fentebb teoretikusnak nevetünk tovább súlyosbítja, vagy megoldja-e ezeket a nehézségeket. Mivel ilyesfajta definíció annyi van ahány teoretikus álláspont, az áttekinthetőség érdekében arra kényszerülünk, hogy a leginkább elterjedt nézeteket a legformálisabb szintre redukálva és ellentmondásaikat „vagy” kötőszókkal összekapcsolva egyetlen mondatba kényszerítsük. Az a tény, hogy az egyáltalán lehetséges azt is sejteti, hogy a kurrens álláspontoknak közös vonásai is vannak. Ezt a körülményt fogjuk felhasználni arra, hogy saját álláspontunkat hasonló általános formába öntve, szembeállítsuk az előbbiekkal, és rámutassunk arra a vonásra, amelyben alapvetően különbözik azoktól.

Lássuk ezek után az összesített definíciót: „A tanulás az a folyamat, amelyben korábban irreleváns ingerek, vagy ingerek és válaszok, vagy válaszok kerülnek funkcionális kapcsolatba akkor, ha az összekapcsolandók egyszer vagy többször meghatározott idői szekvenciában (kontiguitásban) jelentkeznek vagy ha ezen kívül egy a megerősítés fogalmával összefoglalt esemény is adott volt.”

Mielőtt továbbmennénk, néhány szót a definíció általános sajátosságairól. A definíció első része a tanulás lényegére utal és azt kapcsolat képződésben látja, tehát impliciten azokra a mechanizmusokra is utalhat, amelyek ingerek vagy ingerek és válaszok közt a kapcsolatot realizálják. A definíció második része a tanulás lényegi, tehát szükséges és elegendő feltételeire utal. A tanulásban feltételezett tényezők és mechanizmusok és a tanulás feltételei, mint ahogy korábban már utaltunk rá, a teoretikus definíciók két független aspektusa. E két aspektus az egyes teóriákban változó kombinációban és jelentőséggel szerepel, de nem determinálják egymást. Konkrétabban, azok a teóriák, amelyek a tanulás lényegét ingerek és válaszok közti (S-R) kapcsolatában látják, lehetnek megerősítéses (pl. **Hull**-é) vagy nem-megerősítéses teóriák (pl. **Guthrie**-é). **Tolman** és **Pavlov** koncepciói formálisan S-S koncepciók, a megerősítést illetően azonban szöges ellentétben állnak. **Tolman** nem tulajdonított jelentőséget a megerősítésnek, **Pavlovnál** viszont praktikusán és mint később rámutatunk teoretikusan is nélkülözhetetlen. Az a tény, hogy két teóriát azonos formula reprezentál természetesen még nem jelent nézetazonosságot. **Tolman** és **Pavlov** nézetei gyökeresen különböznek egymástól, ugyanúgy, mint **Guthrie**-é és **Hull**-é, pedig formálisan az első kettőt az S-S a másik kettőt pedig a S-R kategóriákba soroljuk. A megerősítési teóriák híveinek a megerősítés természetével és kezelésével kapcsolatos álláspontjai ugyancsak alapvető és pillanatnyilag feloldhatatlan nézetkülönbségeket takarnak. Ezeknek a tárgyalására a későbbiekben visszatérünk. Lássuk most, hogy melyek azok a közös vonások, amelyek másig lehetővé tették, hogy egyetlen mondatmonstrumba tömörítsük a jelenleg létező teoretikus álláspontokat. A tanulás természetét illetően a közös sajátosság az, hogy kivétel nélkül mindegyik nézet kapcsolatképződésben, tehát asszociatív folyamatban látja a tanulás lényegét. A feltételeket illetően pedig az a közös sajátosság, hogy mindegyik álláspont elengedhetetlenül szükségesnek tekinti az összekapcsolandók időbeli kontiguitását.

Lássuk ezek után saját definíciónkat:

„A tanulási jelenség abban fejeződik ki, hogy korábban **hatástalan** ingerek hatásossá válnak abban az értelemben, hogy **saját magukra irányuló** magatartási válaszokat indukálnak annak eredményeként, hogy ezeknek az ingereknek a hatását megfelelő idői kontiguitásban megerősítő hatás kísérte.”

Definíciónk az előbbiekhöz hasonlóan két részből áll. Első része a tanulási folyamat általunk feltételezett legjellemzőbb sajátosságára kíván rámutatni, második része pedig a tanulás lényegi feltételeire. A tanulás leglényegesebb megnyilvánulását mi tehát ugyanúgy, mint a tényszerű definíció vagy mint a teoretikus definíciók egy része egy magatartási mozzanatban látjuk. A különbség azonban az, hogy a hangsúly nem a magatartás megváltozásán, hanem azon ingerek hatásának megváltozásán van, amelyek ezt az általunk feltételezett sajátos magatartást kiváltják. Nyomatékosan hangsúlyoznunk kell azt a szempontot, amiben az alapvető eltérést látjuk: definíciónk szerint a tanulás során hatékonyvá vált inger nem olyan magatartást indukál, amely az aktuális megerősítő természetével függ össze, hanem egy olyan sajátos magatartást, amelynek **célpontja maga a kiváltó inger**. Ez a sajátos magatartás kísérleti evidenciáink szerint az orientációs-exploratív-figyelmi válasz. A tanulás lényegét tehát azért nem **magatartás-változásban** látjuk, mert a tanulás során megjelenő válasz, az orientációs válasz bár rendkívül változatos formákat ölthet, lényegét (mechanizmusát) tekintve mindig ugyanaz. A változás abban van, hogy ezt a választ olyan ingerek vagy ingerkomplexusok váltják ki, amelyek korábban **ilyen értelemben** hatástalanok voltak. A tanult viselkedések variabilitását ezek szerint nem az ingerekhez potenciálisan kapcsolódó válaszok sokfélesége, hanem az orientációs-exploratív válasz képlékenysége és variabilitása okozza, amit a környezeti ingerek aktuális konstellációja határoz meg.

Feltételezésünk lényege tehát az, hogy a tanulás orientációs válaszban nyilvánul meg, és a megerősítés esszenciális szerepet játszik abban, hogy adott inger képessé váljék orientációs válasz indukálására. Ez az interpretáció remélhetőleg világos választ ad arra, hogy miért került a disszertáció címébe a két fogalom, és hogy milyen összefüggést tételezünk fel köztük. A továbbiakat illetően az a súlyos feladat hárul ránk, hogy bebizonyítsuk, hogy az orientációs válasz a tanulás olyan eseteiben is adott és nélkülözhetetlen, ahol ez nem látszik adottnak, másrészt hogy képes azoknak a funkcióknak a betöltésére, amelyeket a tanulás végtelenül változatosnak imponáló megnyilvánulásai az állat magatartásban teljesítenek. Valószínűleg számos olvasóban eleve kételyek merülnek fel azt illetően, hogy ez lehetséges. Erre egyelőre csak azt válaszolhatjuk, hogy az orientációs válasz természetét illetően pillanatnyilag uralkodó

nézetek segítségével mi sem tartjuk megoldhatónak a problémát. Saját nézeteink azonban jelentősen eltérnek az irodalomban képviselt nézetektől. Ennek részletesebb elemzését azon későbbre kell halasztanunk.

ELSŐ RÉSZ – AZ ORENTÁCIÓ TEORETIKUS PROBLÉMÁI

I. FEJEZET

Az asszociációs elv jelentősége a tanuláselméletekben

A feltételes reflexek felfedezését annak idején általában olyan eseményként üdvözltek, amellyel a kísérlete pszichológia végleg megszabadult a fejlődését gátló filozófiai prekonceptióktól, és a természettudomány szerves részévé vált. Ez az optimizmus metodológiailag kétségkívül megalapozott volt. Az új tudomány a kétes értékű szubjektív evidenciák helyett kontrollált környezeti energiaváltozásokra és objektíven regisztrálható organizmikus indikátorokra alapozott. Ami a felfedezés elméleti jelentőségét illeti, a tanulási elméletek pionir tagjai arról is meg voltak győződve, hogy a feltételes reflex mintegy komprimáltan magában hordozza a pszichikus folyamatok minden lényeges elemét (**Pavlov**, 1927; **Hull**, 1943). A feltételes reflexben a magatartás elemi és egységnyi folyamatát látták, amely alkalmas a magatartás bármely spektusának megközelítésére, illetve bizonyos (szubjektív) aspektusok feltárását feleslegessé teszi. A behaviorizmus extrém képviselői a feltételes reflexben egy a teljes pszichikus szférát beborító, onnipotens elvet véltek megtalálni (**Watson**, 1925). Mivel a feltételes reflexek felfedezésétől eltelt hét évtized, vizsgálatai nem igazolták egyértelműen ezt a várakozást, tanulságosnak látszik megvizsgálnunk, hogy mi indokolta a korai optimizmust. A választ nyilvánvalóan a koncepció történelmi előzményeinek és a feltételes reflexek alapvető sajátosságainak elemzése adhatja meg. Ezek, mint alább látni fogjuk, paradox módon arra utalnak, hogy a feltételes reflexes koncepció hitelét épp egy olyan forrásból merített, amelytől megszabadulni vélte, a filozófiától. Formális sajátosságait tekintve a feltételes reflexet egy ősi filozófiai principium, az asszociációs elv természettudományos igazolásának, vagy materiális megtestesülésének tekinthetjük. Az asszociációs elvet a mögötte álló mindennapos szubjektív élmények és a filozófiai múlt szinte axiomatikus értékűvé avatták, tehát érthető, hogy a formailag azonos feltételes reflex felfedezése a spontán evidenciaélmény erejével hatott.

Ha számba vesszük a ma egzisztáló tanulási koncepciókat, azt fogjuk találni, hogy egyetlen olyan törvényszerűség, amelyben az egymással rivalizáló elméletek fenntartás nélkül egyetértenek az asszociációs elvvel kapcsolatos. Valójában

mindegyik tanuláselméletünk asszociációs elmélet, mert egyrészt a tanulás lényegét két dolog közti kapcsolatban látja (S-S; S-R; R-R), másrészt feltétlenül szükségesnek tartja, hogy a kapcsolatba kerülő dolgok megfelelő idői szekvenciában kövessék egymást, a filozófia nyelvén kontiguius viszonyban legyenek. Emlékeztetünk arra, hogy a kontiguitás egyike volt azoknak a rendező elveknek, amelynek a filozófia is alapvető szerepet tulajdonított az ideák asszociációjában. Kétségtelen, hogy a filozófiai asszociációs elv és a feltételes reflexek közti azonosságot formálissá redukálja az a tény, hogy az utóbbi nem ideákkal, hanem jól definiált ingerekkel és válaszokkal operál. Ennek ellenére megállapíthatjuk, hogy a filozófiával való leszámolás, amelyre olyan büszke volt a századforduló természettudományos köztudata, kevésbé volt radikális, mint ahogy vélték. Jogosan feltételezzük viszont, hogy az asszociációs elveknek a feltételes reflexek felfedezésében heurisztikus szerepe volt. A magatartáskutatás egy létező formulába helyettesítette be saját tényeit és korai hitelét legalább annyira köszönhette az elv, mint saját tényei tekintélyének.

Természetesen eleve semmi rosszat nem láthatunk abban, hogy a természettudomány egy filozófiai principiumot igazol, nem az első eset a tudomány történetében. A filozófiai posztulátumok elsődlegesen általában a közvetlen tapasztalat tényeire épülnek, értékük általános kétségbevonása tehát egyértelmű lenne a közvetlen tapasztalás valóságértékének tagadásával, ami nyilvánvalóan abszurd. Az asszociáció jelensége és az azt organizáló feltételek a közvetlen, szubjektív tapasztalat számára is adottak és nyilván ezek szisztematikus logikai elemzését követően kerültek a filozófiai gondolkodás raktárába. Van némi irónia is, azonban abban, hogy a természettudomány éppen egy olyan filozófiai elvet vélt a feltételes reflexszel igazolni, amely a megismerési folyamatok vizsgálatában kisebb reputációt szerzett, mint ahogy azt általában számon tartjuk. Először rendszeresen talán **Arisztotelesz** foglalkozott az asszociációkkal és a keletkezésükben szerepet játszó feltételekkel. **Bacon**, **Descartes**, **Hobbes** is számoltak vele, ha nem is tulajdonítottak neki esszenciális szerepet a megismerésben. **Locke**, az empirizmus atyja határozottan megvetette, és legfeljebb „triviális tévedések forrásának” minősítette. Nyilvánvalóan azért mert az asszociációban egy olyan, az elme inherens adottságait tükröző készséget látott, amely meghamisíthatja az érzékszervekben egyébként hűen tükröződő valóságot. **Hartley**

volt az első filozófus, aki felvetette azt a gondolatot, hogy az asszociáció tulajdonképpen a lelki történések lényegi mozzanata. Ezt a gondolatot extremizálta a moralista és szociológus **Bentham**. Számára az elmében zajló történések lényege a tapasztalattal szerzett ideák asszociációival azonosult. **Bentham** olyan társadalomról álmodozott, ahol az emberi magatartást egyirányúan és a normáknak megfelelően determinálják a környezeti feltételek. Ehhez kellett az onnipotens asszociációs elv. Az asszociáció univerzális jelentőségébe vetett hit tehát végső soron nem a megismerés, hanem az emberi viselkedés optimalizálása érdekében végzett spekulatív erőfeszítésekre támaszkodott. Ez természetesen ismét nem szükségszerűen csökkenti az asszociációs elv érvényességét. Alább konkrétabb szempontok alapján is ellenőrizhetjük majd, ahogy valóban teljesíti-e a hozzáfűzött maximális várakozásokat. A filantrop és szociológiai szempontok mindenesetre lényegesen hozzájárulhattak ahhoz, hogy a századforduló ébredő szociális köztudatában nagyobb nyomatékot kapjon az asszociációs principium, mint amennyit filozófiai előzményei indokoltá tettek volna.

Torzítanánk azonban, ha azt a benyomást igyekeznénk kelteni, mintha a feltételes reflexek felfedezésében az asszociációs elvnek egyedülálló lett volna a szerepe. Ebben köztudottan szerepet játszott a tőle függetlenül, de eredetileg ugyancsak a filozófia talaján (Descartes-nál) felbukkant reflex elv is. Utóbbi érvényességét az idegrendszer szerkezeti és funkcionális sajátosságai hasonlóképpen látszottak verifikálni, mint az asszociációs elvet a feltételes reflex. A feltételes reflexben az asszociációs elv és a reflex elv szerencsésen találkozott, aminek az is nyomatékot adott, hogy mindkettő determinisztikus principium volt. És végül nem hagyhatunk figyelmen kívül egy származását tekintve kifejezetten természettudományos elvet, a darwini adaptáció és szelektivitás elvét, amelyet a feltételes reflexek alapformái pregnansan tükröznek, és amely egyes teoretikusok gondolkodásában (**Hull**, 1943) a tanulás nélkülözhetetlen és néha kizárólagos ismérvévé vált. A pavlovi vagy klasszikus típusú feltételes reflexben a feltételes inger a feltétlen ingerrel, tehát ezen keresztül egy vitathatatlanul adaptív jelentőségű válasszal társul. Az instrumentális válaszban pedig a cselekvés előnyös vagy hátrányos következményei szelektálják vagy nyomják el azt a választ, amelynek a túlélés

szempontjából kritikus jelentősége van. Különös az, hogy az adaptivitást és szelektivitást a tanuláshoz ez a két alapformája látszólag eltérő mechanizmusokkal valósítja meg, és mindmáig nem sikerült meggyőzően bizonyítani, hogy ezek az elemi tanulási folyamatok természetüket tekintve függetlenek-e, vagy csupán előállításuk procedúráiban különböznek.

Mielőtt eldöntenénk, hogy e bizonytalanságot a feltételes reflex koncepciók általános gyengeségének kell-e tulajdonítanunk, nézzük meg konkrétabban is, hogy mi a viszony a pavlovi és az instrumentális válasz, valamint az asszociációs elv között. Formálisan és szigorú értelemben véve tulajdonképpen csak a klasszikus feltételes reflex felel meg az asszociációs elv kritériumának. A kapcsolat, bár nem akármilyen, de mindenképpen két inger, a feltételes (CS) és feltétlen inger (US) között jön létre. Az instrumentális válasz lényege az, hogy adott környezetben valamilyen megerősítő esemény hatására egy eredetileg véletlenszerű válasz megjelenési valószínűsége nő. Ha komolyan vesszük azt a fent önkényesen beszúrt toldalékot, hogy az instrumentális válasz adott környezetben jelentkezik, akkor az asszociáció ismérvei adva vannak. Úgy foghatjuk fel a tanult magatartását, mint a környezet ingerei és a válasz közti (S-R) kapcsolatot. **Hull** (1943) teóriájában formálisan így szerepel az instrumentális reflex is, félő azonban, hogy amikor teoretikus értelemben beszél a kondicionálásról, akkor önkényesen kombinálja a két alapvető tanulási forma elemeit. Ha viszont hiszünk **Skinnernek** (1938; 1953) az instrumentális válasz deskriptív „teoretikusának”, akkor az instrumentális választ egyáltalán nem tekinthetjük asszociatív válasznak, mert szerinte a leendő instrumentális aktust nem ingerek váltják ki, hanem az idegrendszer emittálja. Ebből következően tulajdonképpen semmiféle kapcsolat nem alakul ki, a megerősítés magára a választ emittáló mechanizmusra hat és ennek eredményeként nő a válasz frekvenciája, és ez legfőképpen azért kötődött adott szituációhoz, mert csak ott adott a megerősítő ágens. Vagy legfeljebb akkor válik asszociatívvá a tanult magatartás, amikor a pozitív megerősítő hatásra képződött szekunder megerősítő környezeti ingerek a primer megerősítés távollétében is kiváltják az instrumentális választ. **Skinner** elképzelésének megfelelően, formulába kényszerítve tehát az instrumentális válasz tulajdonképpen nem S-R, hanem csak R tanulási forma, azaz nem asszociatív folyamat. **Skinner** koncepciójával kapcsolatosan

azonban alapvető aggályok merülnek fel. Mindenekelőtt, mindmáig semmiféle idegfiziológiai tény nem támogatja azt az elképzelést, hogy az idegrendszernek spontán válasz-emittáló készsége lenne. Spontán működő, pacemaker aktivitást mutató idegsejteket sikerült ugyan, különösen alacsonyabb rendűekben identifikálni, de hogy ezek önmagukban képesek lennének szervezett, komplex válaszok indukálására azt illetően egyelőre nem áll rendelkezésünkre semmiféle evidencia. A spontán válaszemisszió semmiképpen nem általános sajátága az idegsejteknek vagy központoknak, mint ahogy azt **Skinner** a teoretizálás szükségtelenségét bizonygató elveit pregnánsan cáfolva feltételezni szeretné: „The notion of conductivity as the essential function of a center must be supplemented with a state of excitation in which impulses are simply emitted..” (**Skinner**, 1938, 430.o.) Kétségtelen, hogy esetenként nehéz, vagy gyakorlatilag lehetetlen megmondani, hogy adott magatartási akciót milyen környezeti vagy organizmikus ingerek indítottak el. Ebből azonban semmiképpen nem következik, hogy ilyen ingerek nincsenek. **Skinner** csupán egy metodikai nehézséget emelt elvi posztulátum rangjára. Hallgatólagos elfogadása azonban mindmáig mélységesen befolyásolja a tanulási folyamatok kutatását, és ahogy később rá fogunk mutatni, egyik fő konceptuális akadály a klasszikus és instrumentális tanulás összehasonlító elemzésének és közelítésének.

Skinner feltételezése ellen szólnak az utóbbi években az un. „auto-shopping” jelenséggel kapcsolatos tények is. (**Brown és Jenkins**, 1968). Instrumentális kondicionálás során megfigyelhető, hogy az állat „spontán” válaszokat irányít a környezet olyan **ingereire**, amelyek potenciál szerepet játszanak a megerősítést biztosító instrumentális aktusban, vagy amelyeknek az állat kritikus jelentőséget tulajdonít. E jelenség kísértetiesen hasonlít a klasszikus kondicionálás során jelentkező és ugyancsak meglehetősen elhanyagolt vagy többnyire anekdotikusan emlegetett jelenségekhez (pl. táplálkozási feltételes reflex kiépítéskor a szignál-forrásra irányuló orientációs-konzummatív jellegű reakciók). Elképzelhető, hogy a klasszikus és instrumentális válaszokat ezeknek a jelenségeknek a szisztematikus elemzésével lehet majd végül is közös alapra hozni. Annyit azonban már most is megállapíthatunk, hogy az a felfogás, amely az instrumentális választ egy véletlenszerű **válasz** jelentkezési

valószínűségnek a fokozódásával azonosítja, olyan túlegyszerűsítés, amelyet maguk az eredeti procedúrával előállított jelenségek sem támogatnak.

A fenti megfontolások alapján tehát azt a kételyt, hogy az instrumentális válaszban az asszociációs elv nem érvényesül, egyelőre nyugodtan félretehetjük. Kérdés, és ezt fogjuk az alábbiakban, egyelőre logikai szempontokkal megvizsgálni, hogy teljesíti-e és kimeríti-e a feltételes válasz, mint asszociatív válasz azt a feladatot, amit várunk tőle, illetve amit eredetileg feltételeztünk róla. Tehát tekinthetjük-e a feltételes válaszok akármelyik formáját a magatartási vagy pszichikus történések elemi és egységnyi folyamatának, levezethetők vagy megérthetők-e belőlük a komplex magatartási folyamatok változatai, végül megközelíthetővé vagy mellőzhetővé teszik-e azokat a pszichikus jelenségeket, amelyeknek létezéséről és természetéről csak szubjektív élményeink alapján van tudomásunk?

A percepció és az asszociáció viszonyáról

Az empirikus filozófiai iskolák, elsősorban **Locke** tanítása, mely szerint a tudatban folyó események anyaga kizárólag a környezet hatások nyomán kialakult tapasztalás eredménye az a szilárd bázis, amelyről a megismerési folyamatok természettudományos megközelítése elindult. Az empirikus filozófia a természettudományos pszichológiában olyasféle szerepet tölt be; mint Gogol Köpenye az orosz népirodalomban, minden későbbi fejlemény belőle következik, és amint az alábbiak bizonyítani fogják, minden hiányossága is érezhető késői hatásaiban. E hiányosságokról annak idején valószínűleg a felfedezés öröme terelte el a figyelmet, amit a felfedezés nagysága érthetővé is tesz. **Bertrand Russel** (1945) indokoltan arra figyelmeztet bennünket, hogy jelenlegi nézeteink birtokában lehetetlen felmérni, hogy milyen óriási tömegű metafizikai szemetet söpört el a megismerés útjából az empirikus iskola. Ezek számbavétele szerencsére felesleges, lássuk tehát, hogy mi az a lényegi elem, amit hiányolunk a koncepcióból.

A gondolkodás forradalmi koncepciói általában extrémizált álláspontok. Az empirikus gondolkodók azzal a metafizikai állásponttal, hogy a tudat tartalmi inherensek, azt az extrém álláspontot állították szembe, hogy a tudattartalmak csak tapasztalat útján szereztek. Míg az előbbi álláspontban a tudat extrémén aktív volt, az

utóbbiban extrémén passzívvá vált. A tudatot úgy képzelték el, mint a passzív viaszlapot, amely mindent megtart, amit a környezeti hatás rávés. A korszerű pszichológiai és idegfiziológiai felfogás ezt a hibát látszólag kiküszöbölte, hiszen közhely, hogy az organizmus aktivitását nélkülözhetetlennek tekinti az észlelésben és tanulásban egyaránt. Fiziológiai igazolásként többek közt azokra a centrifugális mechanizmusokra szokás ezzel kapcsolatosan hivatkozni, amelyek a receptorok aktivitását befolyásolják. (**Granit**, 1955). Kétségtelen tény, hogy a természettudomány az organizmus aktivitását, mint a tapasztalás feltételét általában felismerte és az elsősorban a darwini adaptációs koncepció hatásának tulajdonítható. Ahogy azonban az alábbi gondolatmenet igazolni hivatott, ezzel a probléma lényege nem oldódott meg, ugyanis változatlanul nem tudjuk, hogy milyen a természete annak az aktivitásnak, amely tapasztalást eredményez, másrészt, hogy mi készíti a szervezetet ilyen aktivitásra. A receptorokra ható centrifugális mechanizmusról sejtjük, hogy valamilyen elvnek megfelelően befolyásolja vagy szelektálja a receptor folyamatot, de konkrétan nem ismerjük ennek az elvnek a természetét. Azt sem tudjuk, hogy az idegrendszer inherens vagy szerzett szelektáló készsége fejeződik-e ki ebben a funkcióban.

Visszatérve az empirikus filozófiai iskolákhoz, azt a kérdést nem válaszolták meg, helyesebben nem is tették fel annak idején, hogy melyek azok a környezeti változások, melyekből tapasztalat lesz. E kérdést az a meggondolás teszi indokolttá, hogy a szervezetre nem egyes ingerek, hanem folyamatosan a komplex környezeti változások áradata hat, de a szervezet ezek közül szelektíven csak meghatározott ingerekre vagy ingerkombinációkra reagál. A kérdés tehát az, hogy minek tulajdonítható az észlelés és ennek következtében a reagálás szelektivitása. Ma ezt válaszolnánk, hogy az adaptáció mechanizmusai, de a brit empirikusok annak idején ezt a szempontot még nem ismerték. Számunkra az alapvető problémát az jelentette, hogy az észlelésben a valóság helyesen vagy torzítva tükröződik-e. A kérdésre adott válaszok filozófiatörténeti változatai jól ismertek. Egyik a **Berkeley-Fichte** által jellemzett, solipsista vonal arra a logikai érvre támaszkodva, hogy a megismerés lényegében nem más, mint saját érzeteink észlelése, tulajdonképpen visszakanyarodás a metafizika egyik legszerencsétlenebb, paralizáló változatához. A másik, a

természettudományok által is képviselt vonal elfogadja, hogy valóság-hű tükrözését az észlelésben, és ennek bizonyítékát a gyakorlat vagy biológiai nyelven az alkalmazkodás sikerében látja. Ez a bizonyíték, ha meggyőző is általánosságban, természetesen közvetett és semmit nem mond arról, hogy milyen mechanizmus biztosítja a reális tükrözést. Maga **Locke** eredetileg már úgy gondolta, hogy a környezet változásai fizikai természetüknek megfelelően elemi szenzációkat keltenek a szervezetben, és ezek az utóbbi integratív tevékenysége eredményeként válnak értelmes egészekké, tehát percepcióvá. A XIX. századi pszichofizika lényegében ezzel a principiummal operálva fogott a percepció elemzéséhez és ehhez támaszt, gyakorlati útmutatást a fizikai tudományoktól kapott. A szelektív észlelés problémáját a küszöb fogalma látszott megoldani. (helyesebben ez takarta el). A **Weber** és **Fechner** által talált összefüggés, mely szerint az észlelés törvényszerű kvantitatív viszonyt mutat a szervezetre ható inger energiaváltozásaival óriási súlyt adott a küszöb fogalmának. Nyilvánvalónak látszott, hogy az észlelés elsőrendű feltétele az, hogy adott inger intenzitása elérje a megfelelő receptor működésbe jutásának küszöbét. Hogy ez a feltétel szükséges azt ma is elfogadjuk, de tudjuk, hogy nem elég. A szervezetre óriási tömegű olyan inger hat, amely eléri a legkülönbözőbb receptorok küszöbét, de mégsem reagálunk rájuk. A figyelem és az észlelés összefüggését ugyan régen felismerték, de az is nyilvánvaló volt, hogy ez azért nem megoldás, mert az észlelés eredetének kutatását a figyelem eredetének problémájával helyettesíti csak. A XIX. századi pszichológia számára az észlelés eredetének problémája a szenzáció-percepció közti viszony problémájává vált. Az ezzel kapcsolatos két alapvető álláspont túl jól ismert ahhoz, hogy részletesen foglalkozzunk vele. A **Helmholtz**-féle irány szerint a szenzációból úgy lesz percepció, hogy a szervezet a receptorok által felvett elemi érzeteket nem tudatos tapasztalati anyagából kiegészíti. A másik, eredetileg főként **Hering** által képviselt iskola szerint viszont a szervezet vagy a receptorok inherens válogató készségét kell látnunk abban, hogy mit észlelünk. Az első megoldás alapvető hiányossága az, hogy az észlelés szelektivitását egy korábbi észlelés kapcsán kialakult tapasztalatra hárítja. Az utóbbi hibája az, hogy eleve kizár minden olyan észlelést, amelyet a szervezet veleszületett diszpozíciói nem biztosítanak. Az utóbbi megfontolás vonatkoztatható a Gestalt iskola álláspontjára is, akik az elemi

szenzációkkal kapcsolatos feltételezést elutasítva az észlelés komplexitására és az ebben érvényesülő veleszületett szelekciós törvényszerűségekre (prägnanc, jó forma stb.) építettek. Közel száz esztendő kellett ahhoz, hogy a küszöb és különösen az észlelés eredetének értelmezésében döntő szerepet játszó abszolút küszöb fogalmához kötött feltételezések megrendüljenek. Ma már biztosan tudjuk, hogy az észlelés küszöbe az aktuális feltételektől meghatározottan tág határok közt változik. Tudjuk azt is, hogy ezek közt legdöntőbb jelentősége a korábbi tapasztalatoknak van. A pszichofizika két kedvelt témájának a konstancia és illúzió jelenségeinek elemzése is hathatósan hozzájárult annak a nézetnek a kialakulásához, hogy percepcióink többsége tanult, vagy tanulási elemek is szerepelnek benne. Hogy hogyan tanult arra azonban a pszichofizika nem ad és nem is nagyon keres választ, hiszen ez egy más disciplina, a tanulással foglalkozó kutatás speciális feladata. Ezzel tulajdonképpen lehetetlen helyzet alakul ki, ugyanis a tanulással foglalkozó diszciplinák viszont nem tartják feladatuknak a percepció genezisének megoldását. A tanulási teóriák, mint ahogy fentebb már rámutattunk kivétel nélkül az asszociációs principiumra alapoznak. Számukra az alapvető kérdés az, hogy két irreleváns ágens által keltett hatás, hogy jut egymással kapcsolatba. A tanulási diszciplinák a percepciót kész adottságnak tekintik. A tanulás magatartási diszciplinái számára a percepció csak a diszkriminációs folyamatokkal kapcsolatosan jelent problémát, tehát olyankor, amikor a szervezetnek adott válasz kibocsátásához két vagy több inger közt kell választania.

A percepció, mint a diszkrimináció problémája

A pavlovi koncepcióban a percepciót illető álláspontot lényegében az orientációs reflex természetével kapcsolatos nézetek tükrözik. Mint ismeretes, **Pavlov** (1910) az orientációs reflexben a szervezet veleszületett készségét látta, amellyel a környezet ismeretlen jelentőségű változásaira reagál. Jelentőségét annak tulajdonította, hogy a szervezetet az ismeretlen ingert követő hatás nem éri készületlenül. Mivel az orientációs válasz egyrészt veleszületett készség, másrészt ismeretlen, tehát korábban nem tapasztalt ingerre adott reakciónak felel meg, ebből világosan következik, hogy Pavlov a percepció készségét nem tanult, hanem veleszületett készségnek tekintette. Ezen az sem változtat, hogy a pavlovi koncepció számon tartja, hogy a feltételes

kapcsolat keletkezésének korai stádiumában az orientációs válasz a tanulás folyamat részeként is jelentkezik, vagy újra jelentkezik akkor is, ha a feltételes inger által eredetileg kiváltott orientációs reflexet kioltották.

Meg kell azonban állapítanunk azt is, hogy Pavlov gyanakodott arra is, hogy az inger percipiálása nem szükségszerűen azonos a feltételes reflexek diszkriminációjával. Határozottan erre utal az észrevétele, hogy utóbbi esetben az ingerek elkülönítésében gátlás szerepel, ellentétben az orientációs válasz keltette izgalmi folyamatokkal. Idézem: „Elkerülhetetlenül azt a következtetést kell levonnunk, hogy általában a külső ingerek közti különbségek idegrendszer után történő megállapítása, valamint ugyanezen ingerek feltételes reflexek útján történő eldifferenciálása között lényeges eltérés van. Az előző ingerlő folyamat útján valósul meg a tájékozódási reakció, kutatási reflex alakjában, amely a feltételes reflexre csupán másodlagosan hat, vagy gátló vagy gátlástalanító jelleggel. A második viszont gátló folyamat kifejlődésében nyilvánul meg, amely azt lehet mondani, ingerlés és gátlás közötti küzdelem eredményeként keletkezik. Mint később látni fogjuk, ez a küzdelem gyakran igen nehéz. Elképzelhető, hogy néha meghaladja az állat erejét, és akkor a külső ingerek tényleges elemzések eredményét már nem lehet teljes mértékben felhasználni a szervezet általános tevékenysége számára. Ha ez viszont így van, akkor az idegrendszer elemző tevékenységének a feltételes reflex segítségével történő tanulmányozása is mutat hiányosságokat. Mindenesetre ez a kérdés igen érdekes.” (Pavlov, 1952)

Pavlov tehát a percepció genezisének problémáját módszertanilag sem azonosította a differenciálás mechanizmusának kutatásával. Világosan látta az utóbbi módszer korlátait is. Számunkra azonban érthetetlen, hogy miért nem azonosította ezek után a percepció genezisének kutatását az orientációs válasz mechanizmusának kutatásával, illetve, hogy miért nem vált számára ez legalább olyan jelentőségű problémává, mint maga a feltételes kapcsolat képződése. Talán azért mert ez csorbította volna azt a nézetet, hogy a feltételes kapcsolat a pszichikus folyamat egésze, mely keletkezését tekintve komprimáltan magában hordozza az összes alapvető mechanizmusokat?

E dilemmát először és leghatározottabban **Leontyev** (1959) pointírozta ki és saját emberen végzett vizsgálataira támaszkodva arra a következtetésre jut, hogy a percepció, vagy ahogy ő nevezte az érzékenység genezisének problémája és a feltételes reflex keletkezésének problémája függetlenek egymástól. Hogy dönthessünk e következményeit tekintve nagy horderejű megállapítás elfogadását illetően, tanácsosnak látszik kissé közelebbről is szemügyre vennünk azt a kísérletét, amelyre állítását alapozza.

Leontyev egyik kísérletében feltételes ingerként olyan ingereket társított fájdalmas, tehát biztos hatású feltétlen ingerrel, amelyeket a szervezet eredetileg biztosan nem percipál: a tenyér bőrére ható látható fényt. A látható, de hőhatást nem okozó fény okoz ugyan fiziológiai változásokat a bőrben, de ezeket a szubjektumok verbális beszámolói és a percepció más objektív indexei alapján ítélve nem percipálják. **Leontyev** lényegi megállapítása az, hogy ilyen ingereknek fájdalmas ingerrel való társítása több száz ismétlés után sem eredményes feltételes reflexet, azaz a fény nem váltja ki anticipált módon a fájdalmas inger által okozott mozgást és percepciót sem okoz.

Egy másik kísérletben viszont előzetes verbális instrukciót követően, mely arra figyelmezteti a szubjektumot, hogy megfelelő időben végzett mozgással elkerülheti a fájdalmas shokkot meglepően gyors tanulást észlelt. Kivétel nélkül valamennyi kísérleti szubjektuma megtanulta az eredményes elhárító választ, és emellett verbálisan arról is tanuságot tettek, hogy a tanulás során a bőrre ható fény bár nehezen definiálható, de határozott szubjektív érzékelést is kelt.

A két kísérlet alapján **Leontyev** arra következtet, hogy a percepció keletkezésében olyan mechanizmus szerepel, amely nem azonos a feltételes kapcsolat mechanizmusával. E következtetéssel tulajdonképpen **Pavlov** gyanúja nyer megerősítést, és a percepció genezisének problémája ismét az orientációs válasz problémájával azonosul. Hogy az utóbbi megléte feltétele a feltételes kapcsolat keletkezésének, azt egyébként **Leontyev** is elismeri, de hangsúlyozza, hogy a percepció genezise speciális probléma, amely a feltételes kapcsolat kutatásától független tanulmányozást igényel. Ha ezek után elfogadjuk **Leontyev** konklúzióját, akkor az alábbi komplikációkkal kell megbirkóznunk.

Az orientációs válasz veleszületett válasz, és ha megbízható indexe a percepciónak, akkor arról tanúskodik, hogy a percepció nem szükségszerűen tanult folyamat. Ez szembeállít bennünket a korszerű percepció kutatás álláspontjával, mely szerint percepcióink többsége tanult. Ha feltételezzük, hogy a percepció tanult, de **Leontyev** kísérletének tanúsága szerint más mechanizmus szerint tanult, mint a feltételes kapcsolat, akkor arra az álláspontra helyezkedtünk, hogy a tanulásnak több alapvetően eltérő mechanizmusa lehet. Ez az álláspont ugyan számos jelenlegi tanulási teoretikus számára szimpatikus, de nehezen egyeztethető egyrészt magának **Pavlovnak** az elvi álláspontjával, másrészt a paraszimonia elvével, melyet előszeretettel éppen tanulási és megerősítési mechanizmusokkal kapcsolatosan szoktak emlegetni (**Hull**, 1943). A paraszimonia elve azt jelenti, hogy a pluralisztikus megoldásokat mindaddig tanácsos kerülni, amíg a monisztikus megoldás meggyőzően nem utasítható el. Úgy véljük, hogy legalább is a Leontyev-féle kísérlet nem szolgáltat még elég alapot a monisztikus álláspont végleges feladására.

A **Leontyev** által észlelt tények értelmezését tulajdonképpen a második kísérletben a verbális instrukció teszi bonyolulttá. Nem vitás, hogy a kísérletben olyan ingerről van szó, amely eredetileg nem okoz percepciót. Ez azt bizonyítja, hogy a percepció akkor és olyan ingerre is kialakul, amely eredetileg hatástalan volt, tehát a percepció tanulható. Ez felveti, de nem teszi szükségszerűvé azt a következtetést, hogy minden percepció tanult. Az a tény, hogy az első kísérletben a fényingerre sem percepció, sem feltételes kapcsolat nem alakult ki, nem feltétlenül bizonyít amellet, hogy a feltételes kapcsolási mechanizmus általában nem érvényesül a percepció genezisében, hanem azt is jelentheti, hogy az alkalmazott kondicionálási technika volt inadekvát. Az első kísérlet feltételei szerint a fényhatást kikerülhetetlenül követi a fájdalmas shock. Elképzelhető, hogy eredetileg nem percipált inger percipiálására a kikerülhetetlen shock mint megerősítő hatás nem alkalmas. Tapasztalatból ugyan tudjuk, hogy ha eleve is észlelt ingert alkalmazunk a fájdalom jelzésére akkor kialakul jelző kapcsolat, viszont ilyen feltételek mellett az inger végül nem védekezést, hanem alvást vált ki. (**Klingberg** és **Grastyán**, 1963). Elképzelhető tehát, hogy az alkalmazott megerősítési technika éppen a percepció kialakulása ellen hatott.

Az instrukció hatása a második kísérletben többféleképpen értelmezhető. Lehetséges, hogy olyan készenléti, fokozott éberségi, vagy figyelmi állapotot hozott létre, amely lehetővé tette az eredetileg küszöb alattinak bizonyult inger hatásának fokozását. Felfogható azonban úgy is az instrukció, hogy az előbbi védekező kísérleti paradigmát elhárító paradigmává változtatta. A szubjektum véletlen elhárító kísérletei közül egyesek szükségszerűen eredményesek lesznek, amit megerősítő vagy jutalmazó hatásként a fájdalmas shock elmaradása követ (az inadekvát reakciókat fényingerrel jelezték és shockkal büntették). Lehetséges tehát, hogy a percepció és azt követően a jelző kapcsolat az instrumentális elhárító reflex mintájára alakult ki, ahol a szelektív megerősítő hatás a büntetés elmaradása, nem pedig maga a büntetés.

Bármelyik interpretáció a helyes, elhamarkodott lenne kizárnunk a percepció keletkezéséből a feltételes kapcsolatban szereplő mechanizmusokat általában. Leontyevet talán az készítette ilyen következtetés levonására, hogy a pavlovi koncepció a feltételes reflex képződésében primér megerősítőként csak feltétlen (konszummatív) mechanizmusokkal számol. (Később részletesebben is rá fogunk mutatni, hogy miért nem vált a pavlovi koncepcióban teoretikus problémává a megerősítés kérdése). Amit **Leontyev** kísérlete alapján feltétlenül komolyan meg kell vizsgálnunk az az a következtetése, hogy a percepció keletkezésének problémája nem azonos a feltételes diszkrimináció problémájával. Ez azért is fontos, mert az instrumentális válaszra alapozó teoretikusok többsége pl. a **Hull** iskola egyik prominens képviselője **Spence** (1950) is ezzel ellentétes nézeteket vall, ahogy ezt az alábbi idézetek világosan bizonyítják.

„In the case of human subjects a set to orient towards the stimulus, if it is visual, is provided for by preliminary verbal instructions. In the case of animals an auditory stimulus or change in the general illumination has generally been used. Receipt of either of these types of stimulus requires no preliminary learning of a special receptor orientation. The subject receives the stimulus regardless of what it is doing or how its receptor mechanisms may be oriented.”

„The early stages of learning situations more complex than classical conditioning involve, as an important part of them, the acquisition of these

receptor exposure adjustments that provide the relevant cue. Such learning is itself an active, trial-and-error process with those adjustments being learned that lead to reception of stimulus-cues, responses to which are followed by reinforcement.”

A korábban kifejtett gondolatmenet után a két idézet nem igényel bővebb kommentárt. Ha Spence-nek igaza van, akkor a szervezetnek a környezet összes jelenlévő fizikai ingereit fel kellene fognia. Ez nélkülözhetetlen feltétele annak, hogy ki tudja választani azt az ingert, amely az adott szituációban releváns. De hogyan választhatja ki ezt az ingert a szervezet, hiszen a természet nem olyan kegyes, hogy a természetes adaptáció során verbális instrukciókkal látna el. Mellesleg a releváns cue kiválasztása maga is diszkrimináció, tehát olyan folyamat, amely Spence szerint is feltételezi speciális receptor orientációs aktusok „megszerzését.” **Tolman** (1948) az aktív keresésre apellálva próbálja megkerülni egyrészt ezt a nehézséget, másrészt azt, hogy ne kelljen a megerősítés szelektív hatását implikálnia:

„...this experiment reinforces the notion of the largely active, selective character in the rat's building up of his cognitive map. He often has to look actively for significant stimuli in order to form his map and does not merely passively receive and react to all the stimuli which are physically present.”
(Tolman, 1948, 201. o.)

Ahhoz, hogy a szervezet megtudja, hogy melyik inger szignifikáns ebben az esetben is vagy a természet előzetes instrukcióira lenne utalva vagy saját korábbi tapasztalataira. Ezzel a megoldás egy korábbi tanulási folyamatra hárul, tehát megoldás helyett csak elodázódik.

A percepció kutatás egyes képviselői (**Teuber**, 1960) nem alaptalanul állítják, hogy a behaviorista orientáltságú kutatásnak az a következetes törekvése, hogy a percepciót a feltételes diszkrimináció problémájává egyszerűsítse, jelentős tényező volt abban, hogy a magatartáskutatás mindmáig nem járulhatott jelentősen hozzá a percepció folyamatok kutatásához.

A szignalizációs teória és a megismerés

A fenti gondolatmenet szerint tehát Pavlovban és az ő észrevételei nyomán másokban is felmerült a gyanú, hogy az észrevétel nem azonosítható azzal a folyamattal, amelynek során egy eredetileg közömbös ingerből feltételes jel lesz, vagy amikor a szervezetnek két jelző inger közt kell diszkriminálnia. Ezt a gyanút azonban a tények tanúsága szerint maga **Pavlov** sem vette túlságosan komolyan. Sejtette, hogy a megoldás az orientációs válaszban rejlik, de nem tett kísérletet arra, hogy utóbbi és a feltételes jelző funkció közti kapcsolatot tisztázza. Ebben zavaró tényezőként szerepelhetett az is, hogy az orientációs választ feltétlen, azaz olyan készségnek tekintette, amelyet nem kell tanulnia az organizmusnak. Ez az utóbbi nézet persze implicit módon azonos az empirizmus álláspontjával is, amelyet fentebb azon megfontolással marasztaltuk el, hogy megmagyarázatlanul hagyja az észlelés nyilvánvaló szelektivitását. **Leontyev** idézett kísérlete nem megoldja, hanem csupán kipointirozza a **Pavlov** által gyanított nehézséget. **Leontyev** nem ad magyarázatot arra, hogy miként lesz a hatástalan ágensből percepciót okozó inger. Csak arra mutat rá, hogy az ezért felelős folyamat nem azonos a feltételes szignál képződésének mechanizmusával. Nézzük meg most egy kicsit közelebbről is a szignál hipotézist, és kísérreljük meg konkrétan rámutatni arra a vonására, amely miatt alkalmatlan az észlelési probléma megoldására.

A pavlovi feltételes reflex koncepció lényegét tekintve és ahogy maga **Pavlov** leszögezte szignalizációs koncepció. Mit jelent ez konkrétan? Azt, hogy a kondicionálás során egy olyan környezeti változás, amelynek eredetileg semmi köze nem volt a feltétlen inger által képviselt funkcióhoz, az utóbbival való társítások eredményeként ennek jelzőjévé, szignáljává válik. A táplálékot megelőzően közölt csengő megfelelő számú társítás után a táplálék jelzőjévé válik, azaz önmagában megindítja azokat a funkciókat, amelyeket korábban csak maga a táplálék volt képes kiváltani, pl. a pavlovi kísérletben rutinszerűen használt nyálszekréciót. Vagy egy másik típusú példa: fájdalmas elektromos sokkot megelőző fényinger a fájdalom jelzőjeként kiváltja azt a speciális védekező mozgást, amelyet korábban a fájdalmas hatás indukált.

A jelző és jelzett viszonya lényegében két formában valósul meg: esetenként egy és ugyanazon más esetekben egymástól független objektumokhoz tartoznak. Az idézett példákban függetlenek, a jelző ingert, a hangot, és fényt, a környezet egy másik objektuma produkálja, mint a jelezettet, a táplálékot vagy a fájdalmas ingert. Az elsőként említett viszony megvalósulását látjuk gyakran természetes feltételes reflexekben, tehát akkor, amikor a táplálék valamilyen ingere pl. látványa, szaga, színe stb. maga a feltételes szignál. Ezekben az esetekben a jelző voltaképpen saját magát jelzi.

Pavlov a szignalizáció jelentőségét abban látta, hogy előkészíti a szervezetet a jelzett ágens hatásához való felkészülésre. A CS által elindított feltételes nyálszekréció mind a táplálék lenyelése, mind emésztése szempontjából előnyös lehet. A szignalizációs koncepció szerint tehát az észlelésnek mindig specifikus jellegűnek kell lennie. A táplálékot jelző szignált nem mint sajátos energiaminőséget vagy mint adott tárgy specifikus sajátosságát, hanem mint a táplálkozással összefüggő hatást ismerjük meg. Ez természetesnek látszik azokban az esetekben, amikor a jel és jelzett azonos objektumokhoz kötöttek. A pavlovi koncepció azonban kiterjeszti a jelzők azon eseteire is, amikor a jelző független a jelzett tárgytól. A feltételes kapcsolat kialakulása kapcsán mutakozó, a jelzőre irányuló (orientációs) de a jelzett természetének megfelelő, azaz a jelző anyagi természete szempontjából inadekvát cselekvések ténye arról győzte meg Pavlovot, hogy a feltételes jelet a jelzett szűrógátumaként vagy szubsztituenseként fogja fel. Ilyen konzummatív jellegűnek imponáló cselekvések valóban gyakran figyelhetők meg kondicionálás közben, pl. táplálkozási reflex esetén a kutya következetesen megnyalja a szignálként használt lámpát, vagy feltételes hanginger esetén „harapja” a levegőt. **Pavlov** ezeket egyértelműen táplálkozási manifesztációknak minősítette, tehát feltételezte, hogy az állat táplálékkal azonosítja a lámpát és a hangot. Ez az értelmezés nem korlátozódik a klasszikus reflexre, a korábban hivatkozott auto-shaping jelenség esetén megfigyelhető oralis manifesztációkat leíróik hasonlóképpen értékelik. (**Peterson, Ackil, Frommer, és Hearst, 1972**). Elismerjük, hogy ez az értelmezés nem egészen alaptalan és azokban az esetekben, amikor a jelző a jelzett azonos objektumhoz kötött, alkalmazkodási szempontból adekvátnak és célszerűnek is tűnik. Nehéz azonban belátni ugyanezt

abban az esetben, amikor a jelző független a jelzettől. Mi lehet az adaptív jelentősége annak, hogy az állat a táplálékot jelző ehetetlen tárgyat táplálékkal azonosítja? Elképzelhető talán, hogy a tanulás természetes körülményei közt jelző és jelzett mindig egybeesnek, azaz, hogy a jelzőre irányított viselkedés tulajdonképpen kísérleti artefact? Teljesen valószínűtlen. Ha így lenne, akkor a jelző funkció általánosságban értelmét vesztené.

Valószínűbb az a feltételezés, hogy a jelző funkciónak az a felfogása helytelen, amely a jelzőben a jelzett szurrogátumát vagy szubsztituensét látja. Ha ezt vonakodunk elfogadni, az elsősorban talán azért van, mert látszólag a koncepciónak épp ez az utóbbi vonása biztosítja egyrészt a feltételes kapcsolatot adaptív jellegét, másrészt az észlelés szelektivitását. Ahogy azonban az alábbi meggondolások világossá fogják tenni, valójában éppen ez a felfogás limitálja a feltételes kapcsolat adaptivitását és teszi lehetetlenné, hogy az észlelés mechanizmusát lássuk benne.

Döntő szempont számunkra annak a ténynek a hangsúlyozása, hogy a szignalizációs és szubsztitúciós teória alapján az organizmus tanult cselekvése nem a jelzőre, hanem a jelzetre irányul. Ami ezzel kapcsolatosan kritikus kérdésként felmerül az, hogy miképpen vezethet a jelző inger vagy objektum lényegi sajátosságainak észleléséhez egy olyan funkció, amely nem magára a megismerendő ingerre vagy objektumra irányul. Visszatérve az idézett példákra: hogyan válik a csengő, mint környezeti objektum ismertté, ha az állat cselekvését nem rá, hanem a táplálékra irányítja, vagy úgy irányítja magára az ingerre, mint potenciális táplálékra. Nem kétséges, hogy a jelzőnek, a csengőhangnak hatnia kell az állat idegrendszerére ahhoz, hogy kapcsolatba kerüljön a táplálék által keltett folyamatokkal. De alig vitatható, hogy e jelző funkció nem szükségszerűen igényli a jelző objektum összes alapvető sajátosságainak vagy a rendelkezésünkre álló receptorokkal felfogható jellemzőinek megismerését. A feltételes ingert egy meghatározott komplex sajátosságokkal rendelkező tárgy produkálja, amelynek alakja, kiterjedése, súlya, színe, szaga és számos más sajátossága lehet, amelyek közül esetenként csak egyik szükséges a jelzett funkció megindításhoz. Az organizmus ezeket a sajátosságokat csak akkor ismerhetné meg, ha cselekvését közvetlenül magára erre a tárgyra irányítaná, ha összes receptoraival detektálná, tehát kimerítő exploratív vagy

manipulatív aktusokkal megkísérelné a tárgy jellemző sajátosságainak felderítést. A szignalizációs és szubsztitúciós teória ezt abban az esetben se követeli meg és biztosítja, amikor a jel és jelzett azonos tárgyhoz kötött, mert hiszen a tárgyhoz meghatározott specifikus konzummatív szándékkal és aktusokkal közelít.

El kell ismernünk, hogy a felhozott érv elsősorban az egyszerű, nem diszkriminatív kondicionálási folyamat eseteire érvényes. A tárgyi specifikumok felismerésének szükségességét valójában **Pavlov** és mint láttuk **Spence** is diszkriminatív folyamatokkal kapcsolatosan posztulálták. Vitathatatlan, hogy diszkriminatív tanulási folyamat esetén, mint pl. a klasszikus reflex differenciálásakor, a feltétlen aktus megindítását meg kell előznie a megfelelő inger kiválasztásának. Kétségtelen, hogy ehhez az ingerek vagy ingerobjektumok alaposabb ismeretére van szükség. Ezért is tekinti ezt pl. **Spence** a trial és error típusos tanulás különleges esetének. Változatlanul megállapíthatjuk, azonban, hogy elvileg a diszkrimináció sem feltételezi a diszkriminálendő tárgyak kimerítő ismeretét. A tárgyra vonatkozó ismeret igénye ugyan párhuzamosan nő a diszkrimináció nehézségi fokával, de teljesen kimerítő felderítési és megismerési igény e mögött a funkció mögött sem áll. Az organizmusnak mindig csak annyira kell megismernie a szignált vagy szignálokat, míg olyan paraméterekre nem akad, amelyek elégségesek az elkülönítésükre. A tárgy összes lényegi sajátosságait kimerítő megismerést csak olyan komplex diszkriminációs folyamatoktól várhatnánk, amelyekkel a természetes adaptációban aligha találkozunk.

Ezzel szemben, mint ahogy azt az emberi kultúra és technikai civilizáció legpregnansabban bizonyítja, az organizmus rendkívül részletes ismereteket képes szerezni környezete objektumairól. A naiv szemlélőt vagy azt, aki megismerési funkciókkal teljes komplexitásukban találkozik rendkívül nehéz meggyőzni arról, hogy e bonyolult ismeretek az elemi adaptációra épülő szignálhierarchia távoli deriváltjai. Elvben ez a lehetőség, pl. szekunder megerősítés tényében adott, gyakorlatilag azonban nem meggyőző. Már **Pavlovot** is nyugtalanította, hogy legfeljebb három vagy négy szignált lehet szekvenciában, másodlagos megerősítő hatásokkal egymásra rétegezni. A másodlagos megerősítés rendkívül labilis folyamat, ha kihúzzuk a szekvencia alól a primer megerősítést menthetetlenül összeomlik. A parciális megerősítés tartós hatásainak felfedezésével (**Humphreys**, 1939;

Zimmermann, 1957) ugyan javult a helyzet, egy vagy két nagyságrenddel növelte a kapcsolatképzés lehetőségeit, de mint jól ismert, ez a megerősítési eljárás a tanulási folyamatot abnormisan lelassítja. Valószínűtlen, hogy a szignálhierarchia kialakulása mögött ez a mechanizmus áll. **Pavlov** második jelzőrendszere a komplex és elvonatkoztató emberi gondolkodás szférájára is kiterjeszti ugyan a feltételes kapcsolás principiumát. De a két jelzőrendszer közti szakadékot mindmáig nem lehetett meggyőzően áthidalni, legalábbis a művelt laikusok és a filozófus számára nem meggyőző a megoldás. Valójában évtizedek óta húzódó vitáról van szó, amelyben egyik oldalon a magatartáskutató kezében a biológiai adaptáció érvével, a másik oldalon a hagyományos gondolkodó a megismerés sajátos igényeivel hadakozik. A magatartáskutató az objektív mérés és egyértelmű interpretáció érdekében az egyszerűtől halad a komplex felé. A megismerést képviselő gondolkodó ezt az egyébként méltányolható tendenciát azért nem tekinti megfelelő megközelítésnek, mert szerinte az adaptáció elemi szintjén végzett általánosítás nem tükrözi a komplex megismerő funkció sajátosságait. A filozófus az adaptív és kognitív szféra közti szakadék behaviorista áthidalásától ösztönösen vagy tudatosan viszolyog. Ez fejeződik ki pl. abban, ahogy **Lukács György** az esztétikai élmény és a feltételes reflex viszonyát értelmezi:

„Pavlov nagy érdeme, hogy az észlelés, asszociáció stb. tekintetében szakított minden mechanikus egyszerűséggel. De bármilyen bonyolultan és differenciáltan fogjuk is fel a feltételes reflexeknél a szubjektum-objektum viszonyt azok a jelenségek, amelyeket az életben működő fantázia termékeinek jelöltünk meg, pusztán belőlünk mégsem magyarázhatóak meg.” (Lukács, 1965. II. K. 23. o.)

Bertrand Russel a feltételes reflexes funkciók ismeretelméleti értékelésében hasonló kételynek ad kifejezést:

„In so far as the principle of the conditioned reflex differs from that of the association of ideas, there has been a definite scientific advance. The new law covers all that was covered by the old, and a good deal more. It cannot be questioned that the old law was true over a certain field, nor that the new law is true over a wider field which included the field of the old laws. It is not the

truth of either law, but its scope, that is legitimate matter of debate: some say that all mental phenomena are covered by it, while others maintain that there are kinds of thought of which the laws are different. This controversy remains substantially where it was a hundred and thirty years ago.” (Russell, 1934, 1120.o.)

A magatartáskutató szívesen értékeli ezt a biológiai aspektus teljes tagadásaként vagy félreértéseként, vagy úgy, mint egy atavisztikus filozófiai prekonceptióhoz való ragaszkodást. Kétségtelenül nehéz elhárítani bizonyos skolasztikus konnotációkat, tehát azt a klasszifikálást, amely a mentális történéseket megismerő, érző és akarati szférákra osztotta. De a filozófus védelmében meg kell jegyeznünk, hogy az önálló megismerési funkció posztulálása nem szükségszerűen egyértelmű antibiológiai állásponttal. Magasabb rendű szervezetek számos olyan objektíven észlelhető magatartást mutatnak, amelyek nyilvánvalóan nélkülözik az ön és létfenntartás kritériumait (pl. játék, esztétikai funkciók stb.) A filozófus joggal láthat ezekben olyan sajátos biológiai funkciókat, amelyek a fejlődés egy meghatározott fokán a biológiai adaptációtól független, önálló készségként jelentkeztek. Különös súlyt ad ennek a feltételezésnek az indifferens környezeti ingerek megerősítő hatásának ténye. (**Kish**, 1955.) A felfedezés lényege az, hogy állatok bonyolult instrumentális aktusokra taníthatók úgy, hogy adott válaszokat a környezet jelentőség nélküli ingereinek megváltozása pl. a megvilágítás csökkenése vagy növekedése kíséri. Mivel a gondosan tervezett kísérletekben a megerősítő hatású inger biológiai jelentősége számos esetben teljes biztonsággal kizárható, többen szükségszerűnek érezték, hogy a cselekvés rugójaként egy genuin kíváncsisági, exploratív, episztemikus hajtóerőt tételezzenek. (**Berlyne**, 1960; **Flower**, 1967) Hogy mennyire indokolt ez a feltételezés azt később a megerősítő hatás mechanizmusának elemzésekor fogjuk tüzetesebben megvizsgálni.

A megismerés és az adaptáció diszkrepanciája nemcsak a magatartáskutatás és a filozófia ellentétéként, hanem a magatartáskutatáson belül egyes iskolák szembekerülésében is kifejezésre jutott, pl. abban a jól ismert és több évtizedes vitában, amely a tanulás inger-válasz (S-R) és kognitív teóriái között zajlott. **Tolman** (1932; 1959) mint az utóbbi irány legprominensebb képviselője olyan megoldást javasolt, amely első pillanatra sikeresen áthidalni látszik a nehézségeket. Konceptiója

módszertanilag behaviorista, interpretációit illetően ismeretelméleti, kognitív. **Tolman** azt javasolja, hogy nem specifikus inger-válasz kapcsolatokat, hanem kognitív térképeket, expektanciákat tanulunk, tehát azt, hogy „mi mihez vezet.” Az inger-válasz teoretikusok ezt az adaptáció szempontjából bírálva, azzal utasítják el, hogy a koncepció képtelen magyarázatot adni arra, hogy miképpen lesz az expektanciából cselekvés. **Guthrie** (1952) híres tréfája szerint **Tolman** patkánya egy útvesztő kereszteződésében cselekvés helyett gondolataiba fog temetkezni. Tolman erre persze azzal is válaszolhatna, hogy az organizmus időnként gondolataiba is temetkezik, ezt pedig az S-R teória nem tudja megmagyarázni. Mi magunk **Tolman** ellen ne a fenti hagyományos érvet, hanem azt hoznánk fel, hogy elképzelése lényegében ugyanabban a sajátságban mutatkozik inadekvátnak, mint a S-R teóriák: az organizmus cselekvése, ha nem is izolált izom vagy mirigy válaszokban fejeződik ki, de nem is a jelzőre, hanem a jelzetre irányul, tehát ezzel sem válhat képessé a szervezet arra, hogy beható ismereteket szerezzen környezete tárgyairól.

Az adaptáció szempontja mint alapvető biológiai kritérium vörös fonalként húzódik végig a tanulás magatartási és percepciók teóriáin is, és azoknál a szerzőknél is, akik percepciók zömét tanult funkcióknak minősítik. **Hebb** (1949) gondolkodásában, aki a percepció mögött álló elemi idegrendszeri történések egyik legeredetibb és stimulálóbb hatású teóriáját proponálta (cell assembly theory) változatlanul ugyanez a hatás észlelhető, amikor percepciót egy olyan mediációs folyamatként definiálja, amely az ingert egy adekvát válasszal hivatott összekapcsolni. A megismerés, gondolkodás **Hebb** szerint sem más, mint az a folyamat, amelynek során az inger hatása rátalál a helyes, adaptív válaszra. Talán felesleges is ismételten hangsúlyoznunk, hogy a posztulált mediációs folyamat ugyancsak nem feltételezi a szignál sajátosságainak azt a beható ismeretét, amelynek a megvalósítására az általa javasolt neuronális mechanizmus, különösen újabb továbbfejlesztett formájában egyébként elvileg alkalmas. A végső argumentum Hebb esetében is csak az lehet, hogy a szignál behatóbb leképezésére csak diszkriminatív folyamatok kapcsán lehet szükség, és az arányos a diszkrimináció nehézségi fokával. Az ezzel kapcsolatos nehézségek tehát az ő proposíciójára is érvényesek.

A magatartás-teóriáknak az érzékeléssel kapcsolatos álláspontja tehát következetesen ott mutat nehézségeket, ahol a biológiai adaptációnak tesz eleget. A biológiai adaptáció jelentőségének tagadása a tanulásban, mint a nehézség egyik lehetséges megoldása természetesen komolyan szóba sem jöhet, hiszen ezzel óriási tömegű és nyilvánvalóan megtámadhatatlan evidenciával kerülnénk szembe. Másrészt az adaptációs mechanizmusok, mint az észlelés és cselekvés szelektivitását biztosító tényezők, mint ahogy korábban már rámutattunk igen hasznos szerepet töltenek be és a legplauzibilisebb megoldást nyújtják. Ennek kapcsán végső lehetőségként az a gondolat is felmerül, hogy az adaptáció mechanizmusai nem szükségszerűen úgy hatnak az észlelésre, mint ahogy azt a jelenlegi magatartási teóriák elképzelik.

Fentiekben következetesen azt az észrevételünket hangsúlyoztuk, hogy a megismerési folyamat azt igényelné, hogy az organizmus aktivitása magára a megismerési objektumra, tehát kondicionáláskor a CS-ra irányuljon. Vajon nem képzelhető el az, hogy egy biológiailag releváns és következményei alapján megerősítő hatásúnak tekinthető esemény pl. egy feltétlen reflex lényegi hatása abban nyilvánul meg, hogy az organizmus cselekvését azokra az ingerekre irányítja, amelyek közvetlenül megelőzték ezt az eseményt. Ezzel lényegében azt tételeznénk fel, hogy a megerősítés hatása nem abban fejeződik ki, hogy a CS-t összekapcsolja az US-al és képessé válik az utóbbi effektusának kiváltására, hanem elsősorban abban, hogy az organizmus cselekvését az CS-ra összpontosítja. Más szavakkal a megerősítés hatására a jelző nem a megerősítőt, hanem saját magát jelzi. E proposíció, amelyben némileg változott formában korábbi definíció-kísérletünkre ismerhet rá az olvasó az az alapvető tézis, amelyet a disszertációban kísérleti tényekkel fogunk alátámasztani, és meg kívánunk védeni. Mielőtt hozzáfognánk azoknak az elvi ellenvetéseknek az elhárításához, amelyeket proposíciónk várhatóan ki fog váltani, néhány általános észrevételt szeretnénk tenni javaslatunk alapvető jellemzőit illetően, a fentebb tárgyalt szempontoknak megfelelően.

Javaslatunk első jellemző sajátosságát abban látjuk, hogy az észlelés szelektivitását egy az adaptációt szolgáló mozzanattal, a megerősítéssel kapcsolja össze. E megoldás abban különbözik **Leontyev** megoldásától, hogy az észlelés genezisének egy a feltételes reflexben szereplő mechanizmussal, a megerősítéssel hozza

kapcsolatba, de azon az áron, hogy a feltételes kapcsolat lényegét másban látja, mint a hagyományos felfogás.¹ Az észlelés eszerint genezisének tekintve elválaszthatatlanul összefügg egy adaptív mechanizmussal, de további sorsát és következményeit tekintve független, mert a tanult cselekvés nem a megerősítőre irányul, hanem a jelre. További bizonyítás feladata lesz annak kimutatása, hogy ez a funkció adekvátabban szolgálja az adaptációt, mint a feltételes reflexes (CR) funkció megjelenése. Ugyancsak bizonyítást igényel a posztulált szignál-orientált válasz szerepe és helye az instrumentális válaszban. Ha bizonyítható, hogy a feltételezett funkció adaptív, akkor szükségszerűen következik javaslatunkból, hogy a legegyszerűbb tanult adaptív aktus egyúttal kognitív aktus is. Kognitív abban az értelemben, hogy az organizmus nem azt tanulja meg, hogy a jelre a jelzett funkcióval válaszoljon, hanem a jel természetét tanulja meg, vagyis azt, hogy mit lehetett vele csinálni. Ezzel egyúttal megszűnik az adaptív és kognitív szféra közti szakadék áthidalásának nehézsége is.

Javaslatunk második jellemző sajátosságát abban látjuk, hogy kognitív és ugyanakkor cselekvési álláspontnak felel meg. A tanulás következménye feltételezésünk szerint a megerősítést jelző ingerre irányuló komplex exploratív-manipulatív tevékenység, azaz cselekvés. Megkerüljük tehát azt a nehézséget, amely **Tolman** teóriája kapcsán merült fel, hogy tudniillik miként lesz a kognitív aktusból cselekvés.

Javaslatunk harmadik jellemző sajátossága az, hogy a tanulást nem asszociatív folyamatnak tekinti, abban a hagyományos értelemben, hogy a tanulás során két eredetileg irreleváns inger kerül kapcsolatban egymással. A javaslat lényege az, hogy a tanulás során eredetileg komplex megismerő aktivitást nem indukáló ingerek ilyen hatásúvá válnak. Ezzel kapcsolatosan bizonyítandó lesz, hogy ismeretlen inger vagy objektum, megerősítés nélkül valóban alkalmatlan ilyen hatás kiváltására. Hipotézisünk tehát nem asszociatív a hagyományos értelemben, de asszociatív abban

¹ „Ha csupán azokra a konkrét mechanizmusokra vonatkozó nézetekre szorítkozunk, amelyeket a differenciáció létrehozásával kapcsolatos klasszikus kísérletekben alakítottunk ki és megkísérreljünk az érzéki tükröződés folyamatát belehelyezni az említett mechanizmusok tevékenységébe, akkor szükségképpen súlyos elméleti nehézségekbe ütközünk. Ezt a nehézséget elsősorban az a körülmény idézi elő, hogy az analitikus és szintetikus tevékenységet meghatározó döntő tényezőként a reakciók **megerősítése** illetve **meg nem erősítése** (kiemelések tőlem) lép előtérbe, amely azonban csak az ingerek jelző jelentőségét, nem pedig a természetét világítja meg.” (Leontyev, 1959, 177. o.)

az értelemben, hogy adott környezeti objektum ismerete valójában az objektumot jellemző ingerek közti, tehát intra és intermodális szenzoros kapcsolatok függvénye.

Az első plauzibilis kétség, amely fenti javaslatunk kapcsán felmerülhet az, hogy teljesíti-e biológiai adaptáció igényeit. Ez az érv tulajdonképpen reciproka annak, amit mi hoztunk fel korábban a pavlovi koncepció kapcsán. Ha utóbbinál nem találtunk átmenetet a adaptációtól a kognitív szféra felé, úgy esetünkben, látszólag, a kognitívtól nincs visszatérés az adaptációhoz. Első pillanatra valóban úgy tűnik, hogy ha a tanulás folyamat lényegében abban merül ki, hogy az organizmus tevékenységét egy biológiailag fontos esemény jelére irányítja, akkor a tanult cselekvés célját téveszti vagy befejezetlen, mert a jel természeténél fogva nem pótolhatja a jelzettet. Konkrétan, az éhes kísérleti kutya nem lakik jól a táplálékot jelző csengővel. Kivételt képez persze az az eset, amikor a jel és jelzett azonos tárgyhoz kötött, pl. amikor a táplálék látványa vagy szaga a feltételes jel. Korábban azonban már rámutattunk, hogy a jel-jelzett viszonyainak ez nem általános esete, tehát ezzel nem oldható meg a probléma. Mellesleg épp ezekben az esetekben gyakran olyan jelenségek is megfigyelhetők, amelyek posztulátumunkat látszanak alátámasztani. Pl. az éhes macska játszik az elfogott egérrel, ahelyett, hogy megenné, azaz nem konzumatív célként, hanem sajátos tárgyi mivoltában manipulálja; a kopulációt a legtöbb magasabb rendű fajnál játéktevékenység előzi meg, stb. Ezek persze túlságosan komplex jelenségek ahhoz, hogy saját álláspontunk egyértelmű igazolásának tekinthetnénk őket. Úgy is felfoghatók, mint komplex veleszületett ösztönös válaszok, tehát esetleg mint a konzumatív aktus genetikusan determinált tartozékai. Ezt a lehetőséget később a motivációs mechanizmusok tárgyalásakor részletesebben is meg fogjuk vizsgálni.

Ha választ akarunk kapni arra a kérdésre, hogy szolgálhatja-e a jelre irányuló tevékenység a célszerű alkalmazkodást, tanácsos azzal a kérdéssel kezdenünk, hogy milyen életszituáció az, amelyben a tanulás igénye egyáltalán jelentkezik. Ha a darwini álláspontból indulunk ki, mely szerint a tanulás ugyanúgy, mint minden más életjelenség alkalmazkodási funkció, akkor indokoltan állíthatjuk, hogy a tanulás igénye olyan szituációkban jelentkezik, ahol az organizmus ön és fajfenntartását biztosító anyagi feltételeket nem találja meg. Nyilvánvalónak látszik, hogy olyan

környezetben, ahol az anyagcsere és szaporodás feltételei az organizmus közvetlen közelében abundánsan biztosítottak nincs szükség tanulásra. Ha pl. az organizmust közvetlen körülvéő közeg önmagában is tápláló, akkor elemi és öröklött reflexmechanizmusok tökéletesen biztosítják az anyagfelvételt. Ezért nem szerepelnek tanulási mechanizmusok a légzésben (kivételt képeznek bizonyos patológiás körülmények és természetesen azok az esetek, ahol a légzés nem a gázcsere szolgálatában áll. (Ha a lét és fajfenntartást biztosító anyagok nincsenek jelen, úgy is mondhatnánk nincsenek testközelen, vagy olyan hatások érvényesülnek a szervezet közelében, amelyek károsítják, akkor az organizmusnak el kell hagynia ezt a környezetet, és olyant kell keresnie, ahol az igényelt anyagok adottak, illetve károsító hatások nincsenek. A megfelelő új környezet keresése és megtalálása lehet véletlenszerű tevékenység (trial and error), amely azonban egyszerűsödik és optimalizálódik akkor, ha a keresésben a szervezet jeleket tud felhasználni. E jelek megszerzése igényel tanulást. A szervezet a biológiai igényektől hajtva véletlenszerű tevékenysége során megtalálja a létfenntartást biztosító objektumokat és ezzel egyidejűleg olyan jeleket tanul, amelyek a szituáció ismétlődése esetén a véletlenszerű aktivitást célirányos tevékenységgé egyszerűsítik. Valójában naiv terminusokban ezzel a tanulás motivációs és megerősítéses interpretációját írtuk le. Ezt, bár a teóriával mint később látni fogjuk számos ponton nem értünk egyet, tudatosan azért tettük, hogy nyomatékosan rámutathassunk, hogy a tanulás éppen az adaptáció extrémizált álláspontjáról nézve szükségszerűen szignál-orientált, kereső és nem konzummatív cselekvést igénylő funkció. A véletlenszerű kereső tevékenység során megtanult jelek szükségszerűen ugyancsak akkor hatnak adekvátan, ha saját magukra irányuló orientációs, megközelítő, exploratív aktust indukálnak nem pedig konzummatív aktusokat, mert az utóbbiak nem biztosítanak a hiányszituációból való kikerülést és az adekvát környezet megtalálását. Ha a ragadozó az üldözött vad megpillantásakor nyelési és nyálszekréciós vagy bármilyen más speciális táplálkozási aktussal reagálna, akkor éhes maradna. Ha az üldözött vad az üldöző megpillantásakor olyan lokális védekező reflexszel válaszolna, amelyet valamilyen korábbi fájdalmas hatás váltott ki, akkor biztos elpusztulna. Megállapíthatjuk tehát, hogy a szignálra irányuló vagy a szignálhoz viszonyuló cselekvés teljesíti az adaptáció követelményeit, mert a

konzummatív cél közelébe juttatja az organizmust vagy eltávolítja ártalmas objektumoktól. Vitathatatlanak látszik az is, hogy a jelekhez való viszonyulás ellentétben a jel hagyományosan feltételezett szubsztitúciós vagy trigger funkciójával, a jel vagy a vele kapcsolatos objektum lényegi sajátosságainak ismeretét feltételezi.

A fenti gondolatmenet háttérében lényegében az a gondolat is áll, hogy a tanulás, legalábbis elsődleges formáit illetően, elválaszthatatlanul összekapcsolódik mozgással, sőt a szervezet egészét érintő helyváltoztató készséggel, lokomocióval, illetve az ebben döntő szerepet játszó távolsági receptorok működésével. Ez azt a további gondolatot is sugallja, hogy utóbbiak működési mechanizmusában valami genuin mást is kell látnunk, mint a kontakt receptorok ingerlésével kiváltott és ugyancsak adaptív jelentőségű reflex-mechanizmusokban. Valójában ez a sejtés nem új. A telereceptorok filogenetikai fejlődése mögött álló tényezők egyedülállóan briliáns elemzése kapcsán **Sherrington** (1906) jutott először arra a ma már közhelynek számító megállapításra, hogy a telereceptorok (vagy distans receptorok) speciális projiciáló receptorok, amelyeket a szervezet, mint rajta kívül ható ágenseket észlel, és amelyre inherensen lokomociós tendenciákkal reagál. A kontakt receptorok ezzel szemben rövidre zárt reflexfolyamatokat, általában konzummatív reakciókat indítanak meg. Eszerint az organizmus összes lehetséges mozgásai két alapvető kategóriába, a prekurrens (vagy preparatív, appetitív) és konzummatív mozgások csoportjába sorolható. **Sherrington** eredeti gondolatmenete olyan sok, a jelen összefüggésben kritikus tényre hívja fel a figyelmet, hogy fontosnak tartjuk eredetiben is idézni. Ezt a félremagyarázás elkerülésén kívül az is indokoltá teszi, hogy a magatartáskutatás az általa javasolt felosztást némi módosítással adoptálta és hellyel-közzel fel is használja, de nem szisztematikusan, és távolról sem vonta le a belőle eredő összes konzekvenciákat. Sherrington tehát ezt mondja (1906, 309. o.):

„Precurrent reactions. Consummatory reactions. It might seem at first that all motor reflexes may be grouped into those that tend to prolong the stimulus and those that tend to cut it short. Consideration shows that such a grouping expresses the truth but partially. We argued above that the „distant-receptors” induce anticipatory or precurrent reactions, that is precurrent to final or consummatory reactions. The reflexes of certain nonprojicient

receptors stand in very close relation to 'consummatory' events. Thus the tango-receptors of the lips and mouth initiate reflex movements that immediately precede the act which for the individual creature viewed as a conative and a sentient agent is the final consummatory one in respect to nutriment as a stimulus, namely, swallowing. Similarly with the gustato-receptors and their reactions. The sequence of action initiated by these non-projicient receptors is a short one: their reflex leads immediately to another which is consummatory. Those receptors of the chelae of *Astacus*, *Homarus*, etc., which initiate the carrying of objects to the mouth, or again the tango-receptors of the hand of the monkey when it picks fruit and carries it to the lips, give reactions a step further from the consummatory than those just instanced. These reactions are all steps toward final adjustments and are not themselves end-points. The series of actions of which the instant receptors initiate the earlier steps form series much longer than those initiated by the non-projicient. Their stages, moreover, continue to be guided by the projicient organs for a longer period between initiation and consummation. Thus in a positive phototropic reaction the eye continues to be the starting place of the excitation, and in many cases guides change in the direction not only of the eyeball but of the whole animal in locomotion as the reflex proceeds. The mere length of their series of steps and the vicissitudes of relation between bodies in motion reacting on one another at a distance conspire to give to these precurrent reflexes a multiformity and complexity unparalleled by the reflexes from the non-projicient receptors. The reaction started by 'distance-receptors' where positive not only leads up to the consummatory reactions of the nonprojicient, but on the way thither associates with it to the stimulation of other projicient receptors, as when, for instance, a phototropic reaction on the part of a *Selechian* brings the olfactory organs into range of an odorous prey, or, conversely, when the beagle sees the hare after running it by scent. In such a case the visual and olfactory receptor arcs would be related as 'allied arcs' and reinforce each other in regard to the mesencephalo-spinal path, or in higher mammals the pyramidal or

other palliospinal path. It is easy to see what copious opportunity for adjustment and of side connexion such a reaction demands, consisting as it does of a number of events in serial chain, each link a modification of its predecessor.”

Az első szempont amire az idézet kapcsán szeretnénk rámutatni az, hogy már Sherrington argumentációja is sejteti azt, amire a mi saját fenti gondolatmenetünk explicit módon utal, hogy a tanulás lényegében a preparatív magatartási szférában lezajló jelenség. Világosan tanulásra utalna az idézetben azok az intermodális szenzoros kapcsolatok, amelyek kapcsán Sherrington a tanulás egyik kulcsfogalommá vált terminusát, a megerősítést is használja. (A megerősítés fogalma valóban tőle került **Pavlov** közvetítésével a magatartásfiziológiába). Az idézet arra is utal, hogy a preparatív funkciók esetenként lokomocióban manifesztálódnak, de mindenképpen tartós, az adott környezet sajátos viszonyaihoz igazodó bonyolult, a szervezet egészét érintő és az idegrendszer teljes motoros organizációját igénylő mozgási manifesztációkat követelnek. Egy ilyen sajátságokat mutató motoros tevékenységet posztulált **Tolman** is saját tanulási teóriája számára:

„It is to be stressed again, however, that for me the type of response I am interested in is always to be identified as a pattern of organism-environment-rearrangements and not as a detailed set of muscular or glandular activities. These latter may vary from trial to trial and yet the total 'performance' remains the same.” (Tolman, 1959, 100. o.)

Mint korábban láttuk **Tolmannál** csupán az jelent nehézséget, hogy az expektancia miként jut kapcsolatba egy ilyen globális típusú motoros aktivitással. **Sherringtonnál** a telereceptio természetével inherensen összefüggő sajátság az aktuális környezethez plasztikusan alkalmazkodó lokomóció. Figyelmeztetnünk kell rá, hogy a lokomóció fogalom szűkebb és elsődleges jelentésével félrevezethető lehet, mert a benne szereplő elemi, többek közt gerincvelői (pl. automatikus végtagalternáció) mechanizmusok problémájával azonosulhat. A lokomóció fogalma azonban többet implikál ennél, utal azokra a tényezőkre, amelyek a mozgás megindításában, genezisében szerepelnek, tehát ennek kapcsán a környezeti ingerekkel való viszonyára és azokra a plasztikus sajátságokra, amelyeket egy célt kereső vagy

követő állat természetes körülmények között mutat. Saját kísérleti tényeink (1. A motiváció subcorticalis mechanizmusai c. fejezet) pregnánsan alátámasztják, hogy az ilyen értelemben felfogott orientációs-exploratív válasz mögött fix és meghatározott neuronális szubsztárátumhoz kötött alapvető mozgásminták állnak. E neuronális szubsztárátum mesterséges elektromos ingerléssel történő működésbe hozása, ahogy látni fogjuk (XII és XIII. fejezet) nemcsak lokomociót indukál, hanem következményeiből ítélve egyúttal meghatározott és maradandó viszont is teremt az egyidejűleg jelenlevő környezeti ingerekkel. Saját kísérleti tényeinkkel demonstrálni fogjuk azt is, hogy e komplex szignál-orientált viselkedés antagonisztikus viszonyban van a konzummatív csoportba sorolható aktivitásmintákkal.

A klasszikus feltételes reflexes koncepció az itt kifejtett állásponttal homlokegyenest ellentétben a telereceptoros funkciót konzummatív funkciókkal kapcsolja össze. Sherrington értelmezésétől eltérően az utóbbit tekinti anticipált válasznak. Valójában, ahogy fentebb utaltunk rá a tanulás reális feltételei közt, a konzummatív válasz megjelenése nem adaptív és a valóságban többnyire nem is jelenik meg. A klasszikus feltételes reflexsémának erre a diszkrepáns vonására egyébként egy éles szemű kívülálló (talán csak kívülálló lehet ilyen élesszemű). B. Russel borsos tréfával már régen rámutatott:

Pavlov has shown that the the principle can do much, and Watson has asserted that it can do ererything. But until he has explained why the word 'pepper' dose not make you sneeze, his system ust be regarded as uncompleted.” (Russel, 1934. 111. o.)

Persze **Russel** nem a biológiai adaptáció, hanem a megismerés szempontjainak védelmében tapint rá erre a nehézségre. Ha viszont **Watson** erre azzal válaszolt volna, hogy lehet, hogy a bor képzete nem vált ki tüsszentést, de a citrom képzete majdnem mindig kiváltja a nyálsekréciót, akkor olyan nehézségre tapintott volna rá, amivel nekünk is meg kell birkóznunk. A feltételes inger applikálását bizonyos körülmények között ugyanis kétségkívül konzummatív reakciók kísérik. Fent kifejtett koncepciónk szerint a szignálra irányított viselkedés jelentősége abban van, hogy a szervezetet a konzummálandó objektum közelébe viszi (vagy a károsító objektum közeléből távolítja el.) Eszerint a konzummatív válasz megjelenését magának a

konzummálódó ingernek tulajdoníthatnánk. A probléma azonban ott van, hogy a valóságban és bizonyos körülmények közt a CS a konzummatív reakciót a feltétlen inger távollétében is kiváltja. Erre egyelőre csak azt a magyarázatot adhatjuk, hogy feltételezésünk szerint a szignálra irányuló válasz az inger és a konzummatív válasz közé ékelten ilyenkor is jelen van és legfeljebb az alkalmazott módszer vagy szituáció alkalmatlan a kimutatásra. Másrészt ismételten arra hivatkozhatunk, hogy az adaptáció sikerét ilyenkor is az előbbi és nem az utóbbi biztosítja. Hogy konkrétan milyen mechanizmus lehet felelős a konzummatív válasz megjelenéséért, arra a későbbiekben, az orientációs válasz jellemzőinek megtárgyalását követően fogunk visszatérni.

II. FEJEZET

Az orientációs válasz jellemzői és jelentősége a pavlovi koncepcióban

Az a tételünket, hogy a kondicionálás lényegi szerepe a feltételes szignálra irányuló kognitív magatartási válaszban nyilvánul meg, a pavlovi doktrina képviselői olyan állításként is értékelhetik mint ami nyitott kapukat dönget, hiszen a pavlovi koncepció a feltételes orientációs válasz jelenségét számon tartja. Ez kétségtelen tény, és szükségessé teszi, hogy a saját és a hagyományos álláspont szembesítése érdekében az alábbiakban röviden összefoglaljuk az orientációs reflex eddig fel- illetve elismert sajátságait.

Természetét tekintve az orientációs választ veleszületett, feltétlen reflex jellegű diszpozíciónak tekintik, amely az ontogenezisben speciesenként változó, meghatározott és meglehetősen késői időpontban (**Troshikhin, Obratzova, Pomazanskaia, Stelmakh, Troshikhin**, 1965) jelentkezik, és amelyet a környezet ismeretlen, váratlan szokatlan, bizonytalan ingerei váltanak ki. (**Pavlov**, 1910; 1928; **Sokolov**, 1963; 1965, **Polezhajev**, 1959) Régóta ismert emellett az is, hogy a feltétlen reflexes működésekkel ellentétben és a szerzett viselkedési formákhoz hasonlóan gyorsan habituálható jelenség. **Pavlov** (1928) eredeti leírásakor „mi ez reflex-”nek is nevezte az orientációs reflexet, ami minden kétséget kizáróan elárulja, hogy benne megismerő, a percepcióval lényegében azonos folyamatot látott. (Mellesleg **Pavlov** génuszát dicséri, hogy ebben az éppen gyakorisága miatt banálisnak és efemernek látszó jelenségben egy alapvető jelentőségű funkcionális entitást fedezett fel.)

Általában elismert nézet, hogy a feltételes reflex kialakulásának korai stádiumában a feltételes inger orientációs választ indukál akkor is, ha a reflex kiépítése előtt, a még indifferens CS által kiváltott orientációs reflexet kioltották. Úgy vélik, hogy a kondicionált orientációs reflex a végleges feltételes válasz megjelenésekor, automatikussá válásakor eltűnik, de a CS vagy a szituáció bármely változására azonnal újra visszatér. Általánosan elfogadott nézet az is, hogy az orientációs reflex az aktuális körülményektől függően a feltételes és feltétlen reflexeket gátolni és gátlástalanítani is képes.

Funkcionális jelentőségét tekintve a kontakt ingerekkel kiváltott feltétlen reflexektől eltérően egy, a szervezet egészét érintő, holisztikus (**Anokhin**, 1965) működést látnak benne, amely a szervezet összes receptorait szembesíti, és optimális pozícióba állítja a kiváltó ágenssel. A feltételes kapcsolat képződésében szerepét abban látják, hogy facilitálja a feltételes és a feltétlen szignál közti kapcsolat kiépülését. (**Anokhin**, 1965, **Sokolov**, 1965) Arra a felfogásra alapozva, hogy az orientációs válasz feltétlen reflex, **Asratyan** (1955) a feltételes reflexet tulajdonképpen két feltétlen reflex kérgi képviselő közötti kapcsolat képződésének tekinti. A kondicionált orientációs válasz törvényszerű korai megjelenése miatt egyes szerzők a tanulás prediktoraként tartják számon. (**Maltzman** and **Mandell**, 1968; **Morgenson** és **Martin**, 1968; **Zeiner** and **Schell**, 1971)

Az orientációs válasz jelentkezését, holisztikus jellegének megfelelően számos indikátor jelzi. Szomatikus indexeit tekintve az orientációs válaszoknak vannak lokális, propriomotoros, tehát az ingerelt receptorral szorosan összefüggő szerveken megfigyelhető tünetei, mint pl. hang esetén a fülkagylók orientált mozgása, fény esetén a szemek konjugált deviációja, amelyeket a fej és a test megfelelő irányú adverbális mozgásai követhetnek. **Vinogradova** és **Sokolov** (1957) vizsgálatai szerint az orientáció jellemző vasmotoros reakciós minta, a fejben vasodilatáció, a periférián vasokonstriktó kíséri. Egyik leggyakrabban használt index a bőrgalvános reflex. Az orientáció lejátszódhat mint rövid, fázikus reakció, de esetenként tartós, tónusos formában jelentkezik. Ezek elemzésére és elkülönítésére az agyvelő elektromos tevékenysége látszik legmegfelelőbbnek. Az orientációt diffúz neocorticalis deszinkronizáció kíséri. **Sharpless** és **Jasper** (1956) ma már klasszikusnak számító vizsgálatai voltak felelősek azért, hogy az orientáció neuronális szubsztátumát illetően a figyelem elsősorban a mesencephalis és thalamikus aktivációs rendszerekre terelődött. Az orientációs válasz habituációjával kapcsolatos vizsgálataik szerint előbbi struktúra a tónusos, utóbbi a fázikus orientációs válasz organizálásáért felelős. Az aktivációs rendszernek, mint az agyvelő egész működését szimultán befolyásolni képes szisztéma szerepének feltételezése jól egybevágott jelenség holisztikus természetével és azzal a hipotézissel, hogy az orientációs mechanizmus a különböző modalitású ingerek közötti kapcsolatokat hivatott facilitálni (**Vinogradova**, 1965). Saját, főként

macskán végzett vizsgálatainkban (**Grastyán, Lissák, Madarász és Donhoffer, 1959, Grastyán, Karmos, Vereczkei, Martin és Kellényi, 1965, Grastyán, Karmos, Vereczkei és Kellényi, 1966**) az orientációs válasz egyik legérzékenyebb és legjellemzőbb indexét a hippocampalis theta aktivitásban véltük megtalálni.

Az orientációs válasz eddig felsorolt és többé-kevésbé általánosan akceptált sajátosságai mellett számos vitatható nézettel is találkozhatunk a vonatkozó irodalomban. Sok szerző orientációs válaszának minősíti a váratlan vagy intenzív ingerek hatására jelentkező arrest (mozgásmegállást) és startle (megrezzenési) vagy speciális védekező reakciókat is. Sokolov utóbbiak és az orientáció közt összefüggést tételez fel, de fenomenológiailag gondosan elkülöníti őket. (**Sokolov, 1963**).

Emellett több olyan a pszichológiai és fiziológiai összefüggésekben egyaránt gyakran hivatkozott jelenség is létezik, amelyeknek az orientációs válaszhoz való viszonya sajnálatos módon mindmáig tisztázatlan maradt. Ilyenek a figyelem, az exploráció, megközelítés, kerülés, és az arousal (ébredési vagy ébrenléti) funkció. Ezek elemzésére csak később, az általunk orientációs válasznak minősített jelenségek részletes leírását követően vállalkozhatunk. Egyelőre csak annyit, hogy az első négy terminussal jelölt jelenséget mi szorosan az orientációs kategóriához tartozónak tekintjük, az arousal terminussal jelölt működését pedig az orientációt magába foglaló de tágabb, aspecifikus kategóriának.

Most tehát az a feladat vár ránk, hogy az orientációs válasz ismertetett sajátosságait összevevesszük a tézisünkéből következő posztulátumokkal.

Kezdjük azzal a tézissel, amely a legáltalánosabban elfogadott, de mint látni fogjuk a legtöbb ellentmondást rejt magában, hogy az orientációs válasz veleszületett reflex. Hogy igaz-e ez nézet, azt legegyszerűbben olyan tények dönthetnék el, amelyeket a kérdés ellenőrzésére szánt speciális kísérletekben nyertek. Ilyen kísérleteket azonban tulajdonképpen senki nem végzett, mégpedig nyilvánvalóan azért, mert az orientációs válasz veleszületett jellege annyira magától értetődően evidensnek, axiomatikus érvényűnek tűnt, hogy feleslegesnek látszott ellenőrizni. Mindennapos, felületes megfigyelés számára valóban annak is tűnik, hiszen a környezet számtalan olyan ingere kiváltja lépten-nyomon, amelyről nincs okunk feltételezni, hogy korábban szerepet játszottak volna élettevékenységükben. Valószínűtlennek látszik, hogy

mindez tanulás eredménye lenne. Ez az argumentum persze meg is fordítható, (anélkül, hogy meggyőző lenne). Tehát elképzelhető, hogy a tanulási folyamat valójában mindennaposabb, gyakoribb, sokkal könnyebben kialakuló jelenség, mint ahogy ezt a hagyományos tanulási teóriák, talán éppen a tanulás drámai adaptációs (megerősítési) feltételei alapján sugallják. Mint látni fogjuk olyan kísérlet megtervezése, amely egyértelműen dönthetne az orientáció veleszületett vagy szerzett jellegét illetően, valójában igen nehéz feladat elé állítja a kísérletezőt. E kérdéssel a VI. fejezetben fogunk részletesebben foglalkozni. Bízunk magunkat tehát egyelőre olyan logikai megfontolásokra, amelyeket a rendelkezésünkre álló tények nyújtanak.

Saját koncepciónk szempontjából a kérdés elöntése létkérdés. Ha az orientációs válasz veleszületett sajátság, akkor az a tézis, hogy ez a kondicionálás lényegi produktuma, értelmét veszti, hiszen eszerint olyat tanulna a szervezet, amit már egyébként is tud.

A hagyományos felfogás számára azért jelenthet ellentmondást az orientáció veleszületett felfogása, mert ha a percepció indexének is tekintjük az orientációt, akkor a percipiálás szelektivitását semmi nem magyarázza meg. De nehézségekbe ütközik ez az álláspont a szervezet alkalmazkodásának ökonomikus szempontjait vizsgálva is. A szervezet a környezetből ráható ingerek folyamatos áramában él és ezek többsége irreleváns, közömbös az életfolyamatok szempontjából és ismeretlen is. Ha az orientáció specifikus ingere az újdonság, az ismeretlenség lenne, akkor a szervezet képtelen lenne ökonomikusan viselkedni, egyszerűen, nem lenne rá ideje. Ebben a kaotikus viselkedési viharban bizonyos nyugalom csak akkor állna be, ha a szervezet a ráható óriási tömegű irreleváns ingert habituálná, és csak azokra reagálna, amelyek az adaptáció szempontjából fontosnak bizonyultak. Nem hisszük azonban, hogy ez a folyamat ökonomikusabb lenne, mint az általunk javasolt, amely szerint a szervezet ismeretlen és irreleváns ingerekre nem reagál, hanem csupán azokra, amelyeket a tapasztalt relevánsá tett. Természetesen ebben a megoldásban is rejlenek bizonyos hátrányok, az irreleváns ingerek közt lehetnek potenciális veszélyt jelzők is. **Pavlov** maga éppen ebben látta az orientáció adaptív jelentőségét, hogy az organizmus felkészülhet az ismeretlen ágens hatásaira. Mindennapos tények viszont azt mutatják, hogy az ismeretlenség valóban gyakran jelent kikerülhetetlen veszélyt. Azok a

közmondások, hogy „csak az nyúl a tűzbe, aki még nem égette meg a kezét,” vagy „az ostoba a maga, az okos más kárán tanul” vulgáris, de mindenképpen figyelemre méltó evidenciák a tapasztalásnak az alkalmazkodásban játszott univerzális szerepét illetően (legfeljebb a megerősítők klasszisaikat illetően fejeznek ki nézetkülönbségeket).

Az orientációs reflex feltétlen, öröklött jellegének vitatásakor azonban nem csak anekdotikus tényekkel kell szembe néznünk. **Sherington** (1896) a mesencephalon felett decerebrált kutyaon hangingerre a fülek orientációra jellemző mozgásait észlelte. E jelentős ténnyel kapcsolatosan a következő észrevételeket tehetjük.

Nem zárjuk ki, hogy az ingerelt receptorral összefüggő, propriomotoros és vegetatív, elemi orientációs reflexjelenségek veleszületett diszpozíciók. Emellett azonban az sem zárható ki, hogy a felnőtt decerebrált állatnál korábbi tapasztalat fragnetumaiként jelentkeznek. Ezt további kísérletekben kellene tisztázni. Mindenesetre a tézisünk által megkövetelt komplex, holisztikus jellegű, tehát az összes receptorokat koordináló, és tartós orientációs tevékenység követelményeit ezek az elemi reakciók nem teljesítik. Fontosnak tartjuk leszögezni azt is, hogy amikor az orientációs válasz szerzett természetéről beszélünk, nem egyszerűen a reakció mögött álló speciális motoros diszpozícióra, hanem ennek a kiváltó ingerekkel kapcsolatos viszonyára utalunk. Az orientációt abban az értelemben tekintjük szerzettnek, hogy a kiváltásában szereplő és főként telereceptorokon keresztül ható ingerek és sajátos ingerkonfigurációk többsége csak megerősítést követően, tehát tapasztalat eredményeként válik képessé orientációs válasz indukálásra. Számolunk azokkal az etológiai tényekkel is (**Tinbergen**, 1951), hogy speciesenként változóan bizonyos speciális, szoliter vagy komplex ingerek ösztönös válaszok triggerelése kapcsán tanulás nélkül is képesek orientációs aktust indukálni. A korszerű etológiai vizsgálatok ugyan egyre jobban csökkentik ezeknek az ingereknek a számát, de létezésük vitathatatlanul látszik. E species-specifikus ingerek mint kivételek azonban inkább látszanak erősíteni mint gyengíteni az általunk posztulált szabályt. Jelentőségüket többek közt abban is látjuk, hogy mint potens másodlagos megerősítők biztosíthatják a megerősítést, tehát tanulás alapját olyan esetekben is amikor az látszólag nem adott.

Az orientációs reflex megjelenésének feltételeit legkonkrétebben **Sokolov** (1960) fejti ki az eredetileg **Voronyinnal** (1960) együtt kidolgozott neuronális modell hipotézis keretében. Eszerint adott inger hatása kapcsán sajátos neuronális izgalmi modellfolyamat alakul ki az idegrendszerben. Hipotézisük szerint orientációs választ csak olyan ingerek váltanak ki, amelyeknek a hatása nem egyezik ezzel a modellel. **Sokolov** saját szavaival:

„Research on the orienting reflex indicates that it does not occur as a direct result of incoming excitation; rather, it is produced by signals of discrepancy which develop when afferent signals are compared with the trace formed in the nervous system by an earlier stimulus. Within a certain range of amplitude and duration, the orienting response is proportional to the difference between the trace (as measured in units for the stimulus administered) and the stimulus operating at a given moment. When the effect produced in the nervous system by the stimulus operating upon it coincides with a trace that has formed earlier, the orienting reflex does not appear.”
(Sokolov, 1969; 673-674. o.)

Talán felesleges is felhívunk a figyelmet arra, hogy **Sokolov** itt tulajdonképpen olyan feltételt definiál, ami inkább támogatja a szerzett, mint az örökléses orientációs hipotézist. Az az inger, amelyik orientációt vált ki ugyan nem szükségszerűen tanult inger, de közvetve tanulást, egy korábbi inger kapcsán kialakult nyom jelenlétét tételezi fel. Ha nem tételezzük fel, hogy a korábbi inger által létrehozott modell tanulás eredménye, akkor egyáltalán nem képzelhető el, hogy hogy kezdődik el az észlelés. Teoretikus értelemben az első inger, amely az idegrendszerre hat, és amely ezért szükségszerűen nem ütközhet semmiféle korábbi modellbe, nem hozhatna létre diszkrepancia szignálokat, következésképpen orientációs választ sem.

Mielőtt ez az érvelés szemantikai szőrszálhasogatásba fulladna, állapítsuk meg, hogy egyszerűbb elképzelni azt, hogy minden szignál hatástalan eredetileg és a neuronális modell kialakulásáért mindegyik esetben megerősítő hatás felelős. A **Sokolov** által diszkrepanciának tulajdonított hatás mellesleg másképpen is értelmezhető. Emlékeztetünk arra, hogy **Sokolov** a modell hipotézis konstrukciójához kioltásos és habituációs kísérletek adatait is felhasználta, és valószínűnek tartjuk, hogy

a diszkrepancia hipotézis feltételezésekor gondolkodását dominálón az ezzel kapcsolatos tények befolyásolták. Adott szignál habituációjakor az orientációs válasz eltűnik, a habituált szignál valamelyik parameterének a megváltoztatásakor viszont azonnal visszatér. Sokolov hipotézise szerint ennek magyarázata az, hogy a habituáció során kialakult neuronális modell ütközik az „új” szignál hatásával. Számunkra viszont valószínűbb és egyszerűbb is az a magyarázat, hogy a szignálon eszközölt csekély változtatás nem teszi az ingert ismeretlenné, tehát éppen azért vált ki orientációt, mert egyrészt ismert, másrészt mert megjelenését a korábbi ingeren érvényesülő szelektív gátlás nem akadályozza. Ez a meggondolás bizonyos mértékig vonatkoztatható azokra az esetekre is ahol a kiváltó inger szokatlanságát, váratlanságát, interferenciára vagy frusztrációra utaló sajátosságait teszik felelőssé az orientáció indukációjáért.

A VI. fejezetben egy olyan, fentebb hiányolt, kísérletet ismertetünk, amely arra a kérdésre volt hivatott választ adni, hogy garantáltan ismeretlen inger képes-e orientációs választ kiváltani. E kísérlet, amely egyidejűleg a Sokolov-féle modell hipotézis kontrolljának is tekinthető, egyértelműen és várakozásunk ellenére tagadó választ adott a feltett kérdésre. Idegen inger ugyan nem bizonyult hatástalannak, de határozottan megállapíthatóan nem orientációs hatásban nyilvánult meg a hatása.

Végül, e gondolatsor lezárásaként röviden néhány olyan nehézségre kell rámutatnunk, amelyeket a kondicionálás során jelentkező, tehát a feltételes orientációs válasszal kapcsolatos jelenségek, illetve ezek értékelése okoz. Ahogy korábban megállapítottuk, már az orientáció a feltételes reflex kiépülésének korai stádiumában törvényszerűen újból jelentkezik, akkor is, ha korábban kioltották. Saját tézisük szempontjából sem az orientáció jelentkezése sem újrjelentkezése nem okoz problémát, hiszen a tanulás lényeges következményének éppen ezt a jelenséget tekintjük. Számunkra inkább az jelenti a problémát, hogy miért tűnik el a kondicionálás végső stádiumában. Hogy ez az általánosan akceptált nézet valójában helyt áll-e, azt a kísérleti tények ismertetését követően kísérreljük meg eldönteni.

A pavlovi koncepció képviselői kettős jelentőséget tulajdonítanak a kondicionált orientációs válasznak. Egyrészt az inger percipiálásának (az analízátorok érzékenység fokozódásának) megnyilvánulását látják benne, másrészt nélkülözhetetlen szerepet tulajdonítanak neki a feltételes kapcsolat létrehozásában. Első kritikus

kérdésként az merül fel, hogy miért jelentkezik az orientációs válasz a kondicionálás során újból, ha egyrészt az állat már egyébként képes felismerni az ingert, másrészt, ha utóbbira úgyis csak az a szerep vár, hogy a feltétlen ingerrel kapcsolatba kerüljön. Az a válasz, hogy az orientációs mechanizmus éppen a kapcsolat létrehozása miatt nélkülözhetetlen, a posztulált neurofiziológiai mechanizmus szempontjából (diffúz aktiváció) plauzibilis, másrészt azonban azért nem egyszerűen meggyőző, mert jelenléte idején gátolja a feltétlen reflexet. Nehéz elképzelni egy olyan mechanizmust, amely úgy járul hozzá egy új kapcsolat kialakulásához, hogy mindaddig, amíg exisztál elnyomja az összekapcsolandók egyik elemét (UR).

Az orientációs válasz gátló hatása mindaddig jól érthető, amíg olyan inger váltja ki, amelyik az adott szituációban irreleváns. Mi ezt úgy értelmeznénk mint két tanult folyamat közti kollíziót. A kondicionált orientációs válasz azonban azt a funkciót is gátolja, amelynek a létrejöttét köszönheti, és amelynek a jelzésére hivatott. Saját értelmezésünk szerint a gátlásban az út kifejezésre, hogy a megerősítés hatására új, a megerősítő hatástól független cél képződött, és ez az új cél interferál a régi céllal. Pregnánsan illusztrálja ezt az a sokszorosán megerősített és egyébként paradox jelenség, hogy feltételes szituációban az éhes állat (vagy gyermek) a szabadon hozzáférhető táplálék helyett azt részesíti előnyben, amelyet a lényegesen bonyolultabb és fáradtságosabb instrumentális aktussal szerez meg. (**Neuringer**, 1969; 1970; **Carder** és **Berkowitz**, 1970; **Singh**, 1970; **Davidson**, 1971; **Tart** és **Snyder**, 1972). Az újonnan szerzett szignáloknak a régebbiek feletti dominanciájában számunkra a tanulási folyamat legjellemzőbb sajátsága, előrehaladó jellege fejeződik ki: a szervezet viselkedése minden tanulás kapcsán új és önálló célra irányul és ezzel az a világ, amelyben mozog és alkalmazkodik a szó szoros értelemben tágul és gazdagodik. A tanulásnak ez a sajátsága magyarázza meg viselkedés-repertoárunk gazdagságát és variabilitását. Ezzel szemben a szigorú értelmében vett hagyományos álláspont szerint a szervezet viselkedése mindig ugyanarra a limitált számú primér adaptív célra irányulna, és variabilitást csak a fix akciós minták kiváltásának változó alkalmai jelentenék.

Az orientációs válasz megjelenéséért az eddigiekben következetesen megerősítő hatást tettük felelőssé, és ebben láttuk a lényegi eltérést a **Leontyev**-féle állásponttól,

amely egyébként formálisan a legközelebb áll sajátunkhoz. A megerősítés szerepét ezzel természetesen nem tekintjük bizonyítottnak és hatásmechanizmusát magától értetődőnek. Mielőtt e bizonyításhoz hozzáfognánk, alaposabban meg kell vizsgálnunk a megerősítés fogalmát és a mögötte feltételezhető mechanizmusok természetét. Ezt a problémát különösen nehézé éppen az teszi, hogy itt az orientációs válasz genezisével kapcsolatosan merül fel. Ha az orientáció tanult jellegét nehéz elfogadni, azt elsősorban mindennaposságra, gyakorisága okozza. Magától értetődően ugyanez áll a genezisében szereplő tényezőkre is. Nem mindig látunk orientációt amikor az elsődleges megerősítők nyilvánvalóan adottak, és gyakran jelentkezik orientáció, amikor semmiféle megerősítő hatásnak minősíthető eseményt nem találunk. Az orientációt generáló megerősítő folyamat ugyanolyan tűnékeny és észrevétlen jelenség, mint maga az orientáció. A megerősítéssel foglalkozó fejezetekben arra a megállapításra fogunk jutni, hogy az a két alapvető megerősítési mechanizmus, amelyekhez a különböző típusú megerősítők elemzése során jutottunk, hatásait tekintve olyan, hogy nem a hagyományos asszociatív választ, hanem a jelre irányuló reakciók jelentkezését valószínűsíti. Ezt azért tartjuk figyelemreméltó konklúciónak, mert nem az orientációval kapcsolatos jelenségek vizsgálata sugallta.

III. FEJEZET

A hippocampus

Ahogy az előszóban utaltunk már rá az orientációs és az instrumentális válasz viszonya eredetileg nem önálló problémaként, hanem a hippocampus funkcionális jelentőségének vizsgálata kapcsán merült fel. Szubkortikális régiók (formatió reticuláris, hypothalamus, medialis thalamus) elektromos ingerlései során esetenként generalizált motoros gátlási hatásokat regisztráltunk. (**Grastyán, Lissák, Hasznos, Molnár**, 1953; **Grastyán, Lissák, Szabó**, 1954.) E hatások strukturális fókuszának keresése közben terelődött a figyelmünk egyre határozottabban a hippocampusra. A hippocampus elektromos ingerlése felületesen narkotizált állatnál, a legkülönbözőbb ingerlési paraméterek mellett határozott, generalizált gátló hatásokat produkált a motoros kéregből szimultán ingerlésekkel kiváltott végtagmozgásokon, vagy a myografiásan regisztrált izomtevékenységen, markáns ellentétben a formatió reticulárisból vagy a hypothalamusból kiváltott reciprok antagonistá hatásokkal. (**Grastyán, Lissák, Kékesi, Szabó, és Vereby**, 1958). E megfigyeléseket később más szerzők is megerősítették (**Votaw**, 1959; **Vanegas és Flynn**, 1968).

Krónikus kísérleti körülmények közt, táplálkozási és elhárító instrumentális válaszok háttérében végzett hippocampus ingerlések ugyancsak gátló hatásokat mutattak. A diszkriminatív szignállal egyidejűleg alkalmazott elektromos ingerlés megakadályozta az egyébként stabilis feltételes válaszok jelentkezését. Az ingerlés megszakítását követően, rebound utóhatásként viszont gyakran észleltünk a tanult válaszok jelentkezését. E komplex rebound utóhatások tényét ugyancsak megerősítették újabban más szerzők is (**Milgram**, 1969; **Oliver, Firestone, Goodman**, 1973).

Végül az ingerlési kísérletek egy harmadik csoportja szolgáltatta a legmeggyőzőbb érveket ahhoz a feltételezéshez, hogy a hippocampusból kiváltott gátlás fiziológias mechanizmust reprezentálhat (**Lissák, Grastyán, Kékesi, és Vereby**, 1957). Implantált ingerlő és regisztráló elektródákkal ellátott állatoknál, fiziológias alvás közben alkalmazott hippocampus ingerlések, intenzitásuktól

függetlenül, az esetek túlnyomó többségben nem okoztak magatartási ébredést, ellenben az ingerlés megszakítása következetesen ébresztő hatású volt. Néhány esetben az ingerlés alatt, ilyenkor is több másodperces latencia idővel, akkor jelentkezett ébredés, amikor az ingerlés által kiváltott utókiülések jellege karakterisztikusan megváltozott. Mivel az utókiülések ilyen természetű változását és az ezt követő magatartási ébredést a formáció reticuláris szimultán ingerlésével lehetett kiváltani, indokoltnak látszott az a következtetés, hogy a hippocampus az agytörzsi diffúz aktivációs rendszer működését kontrolláló, gátló mechanizmusnak felelhet meg. Arra a tényre alapozva, hogy az aktivációs rendszer éber és szabadon mozgó állatnál végzett ingerlésének egyik leggyakoribb tünete lokomócióval kísért orientációs-exploratív magatartás, az a további következtetés is felmerült, hogy a hippocampális gátlás speciálisan ezzel a funkcióval lehet kapcsolatban.

E konklúziót azonban az ismertett kísérletek egy súlyos metodikai hiányossága miatt mindvégig fenntartásokkal fogadhattuk csak el. A hátrány az volt, hogy a hippocampus görcsküszöbe igen alacsony és az ingerléseket bizonyos paraméterek mellett következetesen epilepsziás jellegű utókiülések kísérték. Az elektromos ingerléssel kiváltott effektusok fiziológias természetének megítélése egyébként is gondot okoz, ami hatványozottan nő utókiüléseket okozó ingerlések és gátló hatások esetében. Adott funkció hiánya természetesen nemcsak gátlás, hanem annak a funkcionális zavarnak a következménye is lehet, amit a rendszer arteficiális működésbe hozása jelent, és amit a szeszélyesen irradiáló görcskiülések még fokoznak. Szimultán elvezetésekkel ugyan következetesen ellenőriztük az ingerlés hatásait, és bár megállapítottuk, hogy a legmarkánsabb gátló hatások görcsjelenségek kísérletében jelentkeznek, mindenesetre manifeszt gátló effektusokat tudtunk kimutatni utókiülések távollétében, illetve azok jelentkezését megelőzően is.

A fentebb idézett szerzők ezt a konklúziót ugyan szintén megerősítették mi azonban annak idején változatlanul bizonytalanok voltunk abban, hogy lokális és általunk nem ellenőrizhető görcsjelenségek nem befolyásolták-e a kiváltott hatásokat. Ezért fontosnak tartottuk, hogy további fiziológiasabb feltételek mellett ellenőrizzük az ingerléses kísérletekben született konklúziókat. Erre kitűnő alkalmat látszott nyújtani az a lassú hullám, a theta frekvencia-tartományba tartozó sajátos elektromos

aktivitási forma, amelyet **Jung** és **Kornmüller** (1939) fedezett fel, és amelyet akut kísérletekben, főként nyúlnál **Green** és **Arduini** (1954) elemzett szisztematikusan. **Green** és **Arduini** arra a tényre alapozva, hogy a hippocampalis theta jelentkezésekor a neocortex általában határozott desynchronizációt mutat, a theta ritmust az archicortex sajátos ébredési reakciójaként interpretálták. Egy másik fontos megállapításuk a theta ritmus speciesenkénti előfordulásával volt kapcsolatos. Leghatározottabb formában és állandósággal nyúlnál találták, macskánál csak speciálisan orientált elektródákkal és meghatározott régiókból tudták regisztrálni, majomnál csak elvétve (és spektrum analízissel) mutatható ki (**Crowne, Konow, Drake, és Pribram, 1972**). E megállapításokat mások is megerősítették és ki is terjesztették. Kitűnő theta ritmus regisztrálható patkánynál, de a hullámsáv szélesebb, mint nyúlnál vagy macskánál (4-12/sec) és a filogenetikai sor extrém végén, embernél eddig nem sikerült meggyőzően theta ritmust kimutatni.

Az első diszkrepáns és kihívó adattal, amely arra készítetett, hogy a theta ritmussal behatóbban foglalkozzunk, anekdotikus körülmények közt találkoztam 1957-ben néhány hónapig Marseilleben **Gastaut** professzor laboratóriumában implantált hippocampus elektródákkal is ellátott, szabadon mozgó nyulakon kísérleteztem. A kísérlet számomra egyik kellemetlen kezdeti mozzanata az volt, hogy majdnem naponta kényszerültem új regisztráló kábel készítésére, mert nyulaim egyik kedvenc és bosszantó szórakozásává vált, hogy a nagy fáradtsággal gyártott kábelt kísérletközben elrágták. Ez körülbelül egy hétig tartott, amikor is egy véletlen korreláció végül megtanított, arra, hogy mikor kell a kábel védelme érdekében tettelesen beavatkoznom. Az EEG folyamatos figyelés közben arra jöttem rá, hogy minden rövid és határozott hippocampális desynchronizációt markáns hálózati betörés követ, ami azt jelezte, hogy a nyúl éppen hozzáfogott a kábel elrágásához. Miután a desynchronizációval jelzett instrumentális beavatkozásaimat a kábel túlélése megerősítette jobb technikai feltételekkel biztosítva a kábel épségét közvetlen megfigyeléssel is meg tudtam erősíteni a rágási szándék és a hippocampális desynchronizáció közti összefüggés törvényszerű voltát. Egyúttal azt is megállapítottam, hogy ilyen esetekben a hippocampus és a neocortex aktivitása egyaránt desynchronizált. Ez volt az első tény, amely kétségeket támasztott bennem a

theta ritmus archicorticalis ébredési mintaként való minősítésének korrektségét illetően.

A kétségek második csoportját már implantált szabadon mozgó macskákánál végzett megfigyelések okozták. A theta aktivitás ennél a fajnál is hasonlóan pregnáns, ha nem is olyan folyamatos, mint a nyúlnál, de egyáltalán nem mutatott meggyőző korrelációt az általános éberségi állapottal. Nyilvánvalóvá vált, hogy a theta aktivitás az arousal kontinuumon belül valamilyen speciálisabb megnyilvánulással lehet kapcsolatos. E kezdeti kétségek tették indokolttá a hippocampális elektromos aktivitás kontrollált környezeti feltételek melletti, tehát feltételes reflexek kiépítése kapcsán történő ellenőrzését.

Diszkriminált instrumentális megközelítő és elhárító válaszok hippocampális elektromos kísérőjelenségei.

Az alábbiakban ismertetendő tények zömét eredetileg (**Grastyán, Lissák, Madarász és Donhoffer, 1959**) 15 implantált elektródával ellátott szabadon mozgó macskán nyertük. Fontosabbnak tekintett megállapításaink többségét azóta több azonos, vagy hasonló feltétel mellett végzett kísérletsorozat illetve értelmezéseinkre, amelyek későbbi vizsgálataink szerint korrekcióra szorultak, a tények részletes leírásakor külön fel fogjuk hívni a figyelmet. A fejezet végén részletesebben foglalkozunk azokkal az ellentmondó adatokkal vagy értelmezésekkel is, amelyeket más szerzők tettek. Nem foglalkozunk részletesebben a kísérletek technikai problémáival, részben azért, mert néhány kivételtől eltekintve rutin technikákat alkalmaztunk, másrészt a hivatkozott dolgozatokban az alkalmazott metodikák részletes leírása megtalálható. Az ismertetett adatok mind macskára vonatkoznak.

Régebbi kísérleteinkben általában 2 pár, újabb kísérleteinkben 6 pár bipoláris hippocampális elvezető elektródát használtunk. Emellett rutinszerűen regisztráltuk a halló és sensomotoros kéreg elektromos tevékenységét és esetenként di- illetve mesenchephalis struktúrák aktivitását is. A magatartási jelenségek finomabb feloldású elemzéséhez régebbi kísérleteinkben film, a későbbiekben video-magnetofonos regisztrálást alkalmaztunk.

A megfigyelések zömét táplálékkal megerősített instrumentális megközelítő, kisebb részét elhárító feltételes reflexek kialakulása kapcsán végeztük. Az instrumentális kondicionáláshoz, eltérően a leggyakrabban használt módszertől, kivétel nélkül diszkriminatív szignált (általában kopogó vagy folyamatos hanginger, ritkábban villogó fényinger) alkalmaztunk. Pontosabban, a megerősítést (táplálék vagy elektromos sokk) következetesen egy szoliter inger prezentálása előzte meg, tehát a tanulás eredményeként a megközelítő és kerülő válaszokat végül ezek az ingerek váltották ki. (Az angolszász pszichológiai irodalom az ilyen ingereket figyelmeztető vagy diszkriminatív ingereknek hívja, mi a továbbiakban következetesen feltételes szignálnak fogjuk hívni és CS-es jelöljük. Ezzel is hangsúlyozni kívánjuk azt a később bizonyítandó állításunka, hogy a klasszikus CS és az instrumentális diszkriminatív szignál jelentőségét azonosnak tekintjük. (A diszkriminációt úgy értük el, hogy a CS távollétében végzett megközelítő mozgásokat nem erősítettük meg, elhárító válasz esetén pedig nem adtunk alkalmat az elvégzésükre (visszahúzható menekülő pad, vagy távolból kontrollálható lengőajtó manipulációjával.

Általános megfigyelések

A kondicionálási procedúrát megelőzően rendszeresen ellenőriztük, és az esetek egy részében habituáltuk a feltételes szituációban a leendő CS-t, továbbá néhány, az állat számára feltehetően jelentőséggel bíró természetes inger hatását (hívó, vagy tiltó emberi hang, miákolás, egér és ismert táplálék látványa, tükör stb.)

Az eredetileg ismeretlen vagy indifferens hanginger az esetek túlnyomó többségében nem okozott értékelhető magatartásváltozást. Ritkán rövid fázikus adverbív, orientációs jellegű fejmozgást észleltünk, amely az inger néhányszori ismételt alkalmazásakor eltűnt. Ugyanezek az ingerek határozottan deszinkronizálták mind a hippocampus, mind a neocortex elektromos aktivitását. (1. ábra)

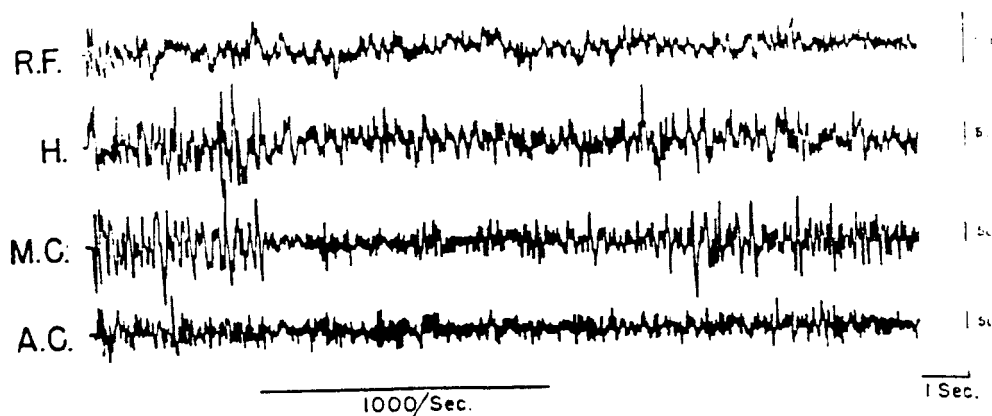
Markáns ellentétben ezzel a macska számára ismert, de az aktuális szituációban jelentőséget illetően nem definiált hanginger és tárgyak (cica, sicc, miákolás, egész és ismert táplálék látványa, tükör stb.)

Az eredetileg ismeretlen vagy indifferens hanginger az esetek túlnyomó többségében nem okozott értékelhető magatartásváltozást. Ritkán rövid fázikus advezív, orientációs jellegű fejmozgást észleltünk, amely az inger néhányszori ismételt alkalmazásakor eltűnt. Ugyanezek az ingerek határozottan desynchronizálták mind a hippocampus, mind a neocortex elektromos aktivitását. (1 ábra)

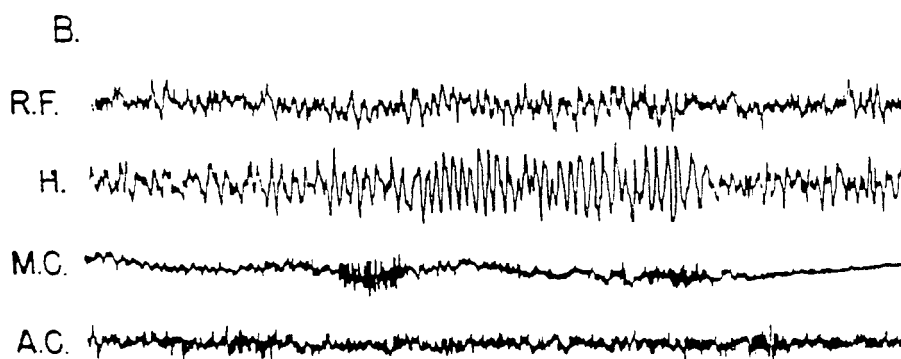
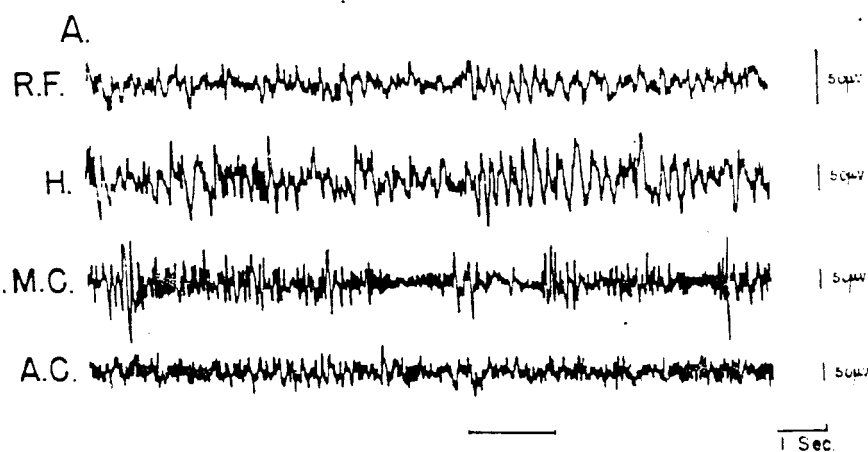
Markáns ellentétben ezzel, a macska számára ismert, de az aktuális szituációban jelentőséget illetően nem definiált hangingerek és tárgyak (cica, sicc, miákolás, egér vagy a kísérletező látvány a ketrecen kívül) lassú hullámokat indukáltak, amelyeket tartósabb orientációs-exploratív magatartási jelenségek kísértek. Hasonlóképpen tartós és markáns theta aktivitás volt következetesen megfigyelhető akkor, ha az állat a ketrecbe tett tükörben észrevette és explorálta „magát”. (2. ábra A és B). Ezzel szemben határozott desynchronizáció jelentkezett olyankor, amikor az éhes állat a ketrecbe dobott táplálékot felismerte és megközelítette.

A feltételes válaszok kialakulása

Néhányszori megerősítést követően azonban a hippocampális lókuszekban, amelyekből az ellenőrző kísérletek során theta aktivitást lehetett elvezetni, a CS hatására a korábbi desynchronizáció helyett egyre határozottabban 4-5/sec-os theta aktivitás jelentkezett.



1. Ábra Naiv állatnál ismeretlen hanginger első alkalmazásakor határozott desynchronizációt okoz minden regisztrált struktúrában. RF: form. ret. mesenceph.; HL: dorsalis hippocampus; MC: motoros cortex; AC: acusticus cortex.

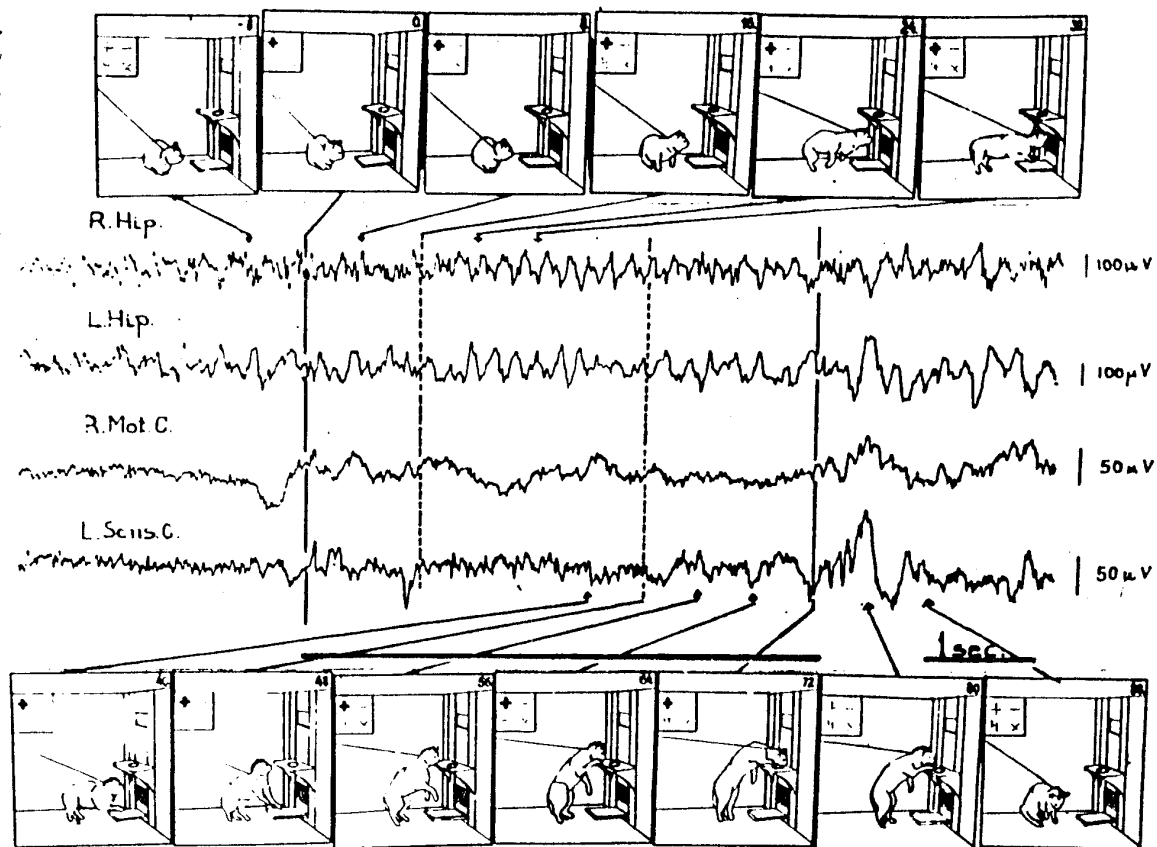


2. Ábra A: Az 1. ábrával azonos kísérleti feltételek mellett, a macska számára ismert emberi hívó (cica) azonnal theta aktivitást indukál a doális hippocampusban és kevésbé markáns formában form. reticulárisban. A hatás alatt a motoros cortexen synchronizált aktivitás mutatkozik, acusticus cortex desynchronizált. B: Folyamata

rendezett theta aktivitás (5,5/sec) jelentkezik, amikor az állat megpillantja és explorálja magát a kísérleti ketrecbe helyezett tükörben.

Ez az elektromos változás olyan következetes volt és olyan markáns ellentétben állt ugyanezen ingerek korábbi, desynchronizációt okozó hatásával, hogy elutasíthatatlanul a kondicionálás következményének kellett tekintenünk, és arra kényszerített bennünket, hogy magatartási megfelelőket keressünk hozzá. Ezeket hamarosan meg is találtuk és, hogy nem ezekkel kezdtük a kondicionálás következményeinek leírását, azzal csupán azt kívántuk kifejezni, hogy az előbbiek észlelése terelte figyelmünket az utóbbiakra és nem fordítva. Mellesleg olyan magatartási jelenségekről volt szó, amelyeknek az instrumentális kondicionálásban hagyományosan nem szokás jelentőséget tulajdonítani, holott, ahogy ezek a kísérletek is megerősítették, törvényszerűen jelentkeznek.

A theta ritmus megjelenésével egyidejűleg az állatok többsége progresszíven fokozódó érdeklődést mutatott az egész kísérleti szituáció, majd a CS iránt. A megerősítések folytatásának eredményeként egyre határozottabban a CS vált az állat cselekvésének fő célpontjává, egyre határozottabban és egyre rövidebb úton közelítette meg az ingerforrást (hangszóró) és ott a fajra jellemző sajátos exploratív cselekvési minták egész skáláját kipróbálta (szaglászás, manipuláció, harapás stb.). Az EEG regisztrálásával együtt eszközölt filmfelvételek elemzése semmi kétséget nem hagyott afelől, hogy a hippocampális theta ritmus ennek a tevékenységnek a kifejlődésével válik egyre határozottabbá, és hogy kizárólag a CS-re irányuló aktivitást kíséri. Ahogy a 3. ábra világosan mutatja a theta aktivitás (2. csatorna) a CS-re irányuló advezív fejmozgással egyidejűleg jelentkezik, progresszíven nő az inger (és nem a cél) megközelítése során, és maximumát az ingerforrás elérése után és az ott végzett exploratív aktus alatt éri el, majd azonnal eltűnik, illetve jellegtelené válik, amikor az állat a hangszórótól visszahúzódik, és az etetőt közelíti meg.

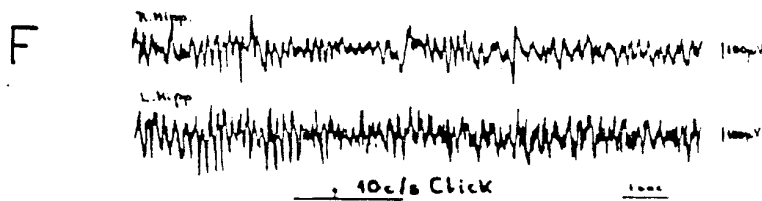
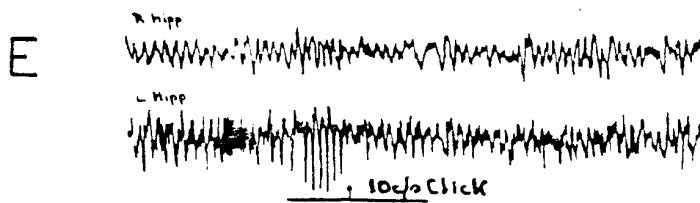
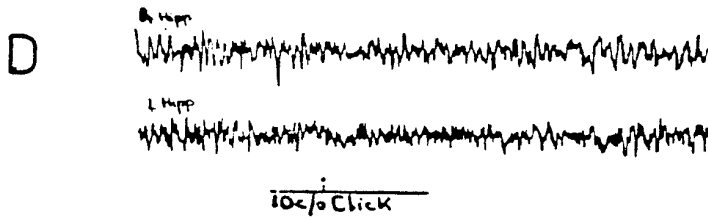
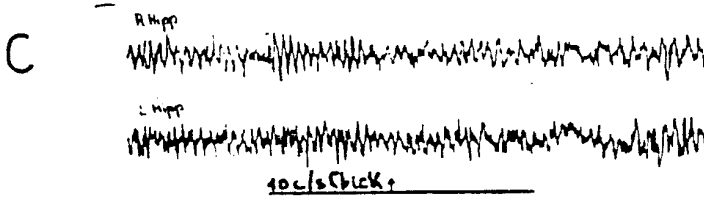
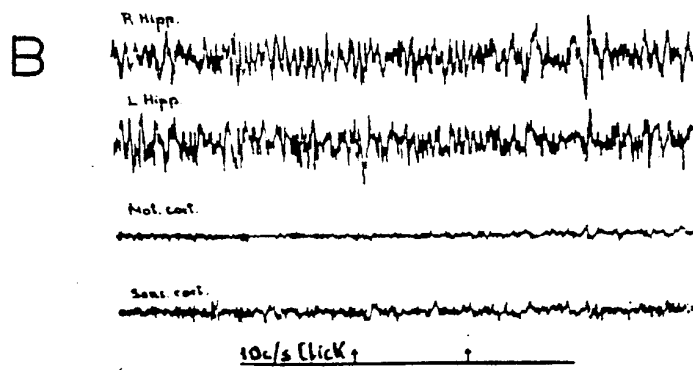
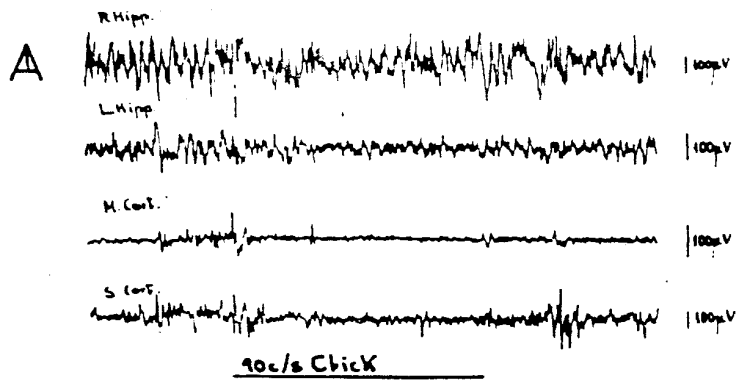


3. Ábra. Egyidejűleg készített film és EEG regisztrátum a kondicionálásnak abban a stádiumában, amikor az állat intenzív orientációval reagál a diszkriminált CS-re. A theta aktivitás csak akkor jelentkezik (szaggatott függőleges vonalakkal határolt terület), amikor az állat a feltételes hangforrást közelíti meg és explorálja. Az ábra felső részén látható számok a filmkockák számát jelzik (regisztrálási sebesség 16 kép/s R. és L. Hip: jobb és bal dorsalis hippocampus; R. Mot jobb motors; L. Sens. C: bal sensoros cortex.

Ezt az összefüggést következetesen mindegyik állatnál és minden olyan hippocampális lókuszt esetében megerősíthetőnek találtuk, amely mutatott egyáltalán theta aktivitást. Az orientációs-exploratív aktivitással korreláló theta aktivitás kiváltásnak nem volt feltétele az, hogy jelenlétében vagy deszinkronizációs háttérben alkalmazzuk a CS-t. Előbbi esetben a theta hullámok amplitúdója tovább fokozódott, a hullámok rendezettebbé, esetenként frekvensebbé váltak. (5c/sec). E korai kísérleteinkben elsősorban a theta ritmus jelen vagy távolléte érdekelt bennünket és kevesebb figyelmet fordítottunk a kondicionálás során mutatózó frekvencia

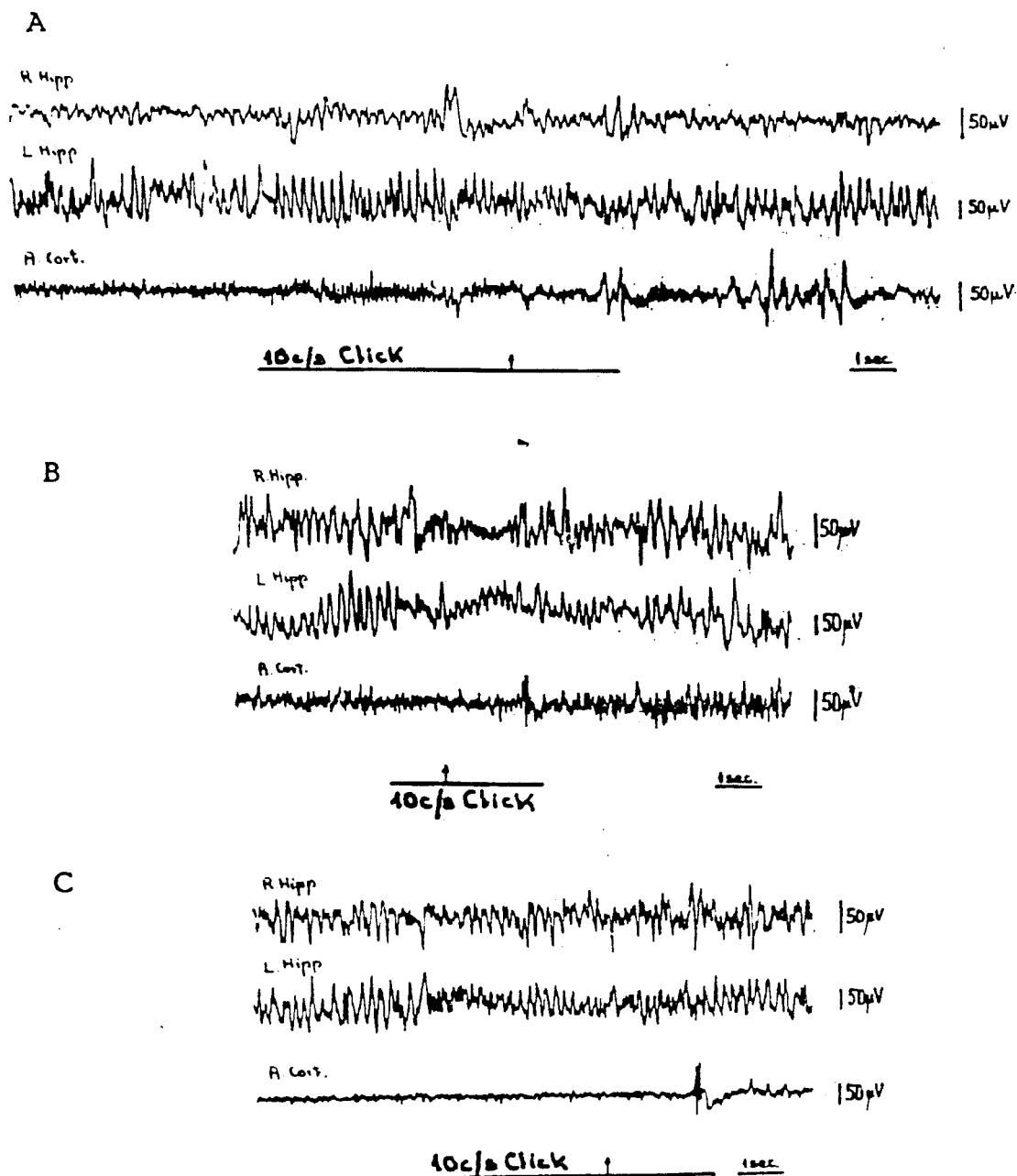
változásokra. Újra elemezve eredeti és későbbi kísérleti anyagunkat azt állapíthatjuk meg, hogy a kondicionálás kezdeti stádiumában állatonként változóan, de egyedenként konstansan 3 és 4/sec-os frekvencia uralta a képet, amely a kondicionálás során további változásokat mutatott, de soha nem ért el 6/sec-nál magasabb értéket. Ugyanazon inger folyamatos hatása alatt is gyakran észleltünk növekvő vagy csökkenő irányú frekvencia-eltolódásokat.

A kondicionálás előrehaladásával és azzal arányosan, ahogy a cél megközelítésének latenciaideje, illetve ahogy a környezetre és a CS-re irányuló orientációs-exploratív aktivitás intenzitása és tartalma csökkent, a hippocampális elektromos aktivitás egyre jobban megközelítette a desynchronizációnak minősíthető mintát. E folyamatnak több egyedi változatát észleltük. Bizonyos hippocampus lókuszekben az egyes hullámok amplitúdójának csökkenésével egyidejűleg gyors komponensek megszorodása volt észlelhető. Nehéz vagy lehetetlen volt azonban eldönteni, hogy tényleges frekvencia szaporulatról volt-e szó, vagy csupán a lassú hullámokra szuperponálódott alacsony amplitúdójú gyors aktivitás vált-e ilyenkor láthatóbbá, illetve ez keveredett-e az alacsony amplitúdójúvá vált theta hullámok maradékával. Deskriptív szempontból az észlelt változás mindenesetre a desynchronizáció ismérveinek felelt meg. Más lókuszek esetében a frekvencia mérsékelt fokozódása mellett (3-tól 6/sec-ig) az egyes hullámok tartama jelentősen csökkent, amplitúdója nőtt, és a burstokba rendeződött hullámok kifejezett tüskeszerű alakot vettek fel. (4. ábra E) Utóbbi jellemző és gyakori változásra, amelyet azóta többszörösen megfigyeltünk más kísérleteinkben is, már eredeti közlésünkben is felhívtuk a figyelmet, a hippocampális theta jelentőségével foglalkozó irodalom azonban mindmáig szinte teljesen elhanyagolta. Később rá fogunk mutatni, hogy ez a jelenség, illetve a mögötte álló elemi mechanizmus kulcsa lehet a hippocampális funkció megértésének.



4. Ábra. Diszkriminált instrumentális megközelítő válasz kialakulásának különböző fázisai. A: az inger első alkalmazásakor desynchronizációt indukál a hippocampusban; B. és C. megerősítéseket követően (10-50 társítás) orientációs válasz és theta aktivitás jelentkezik a hippocampusban; D.: a válasz automatikus stádiuma, a hippocampus desynchronizált; E. és F.: desynchronizáció helyett esetenként nagy amplitúdójú, tüskeszerű theta hullámok jelentkezik a megközelítő válasz alatt (figyelemre méltó, hogy e tüskeszerű hullámok a nyugalmi thetával ellentétben monofázisosak, F). A vízszintes vonal a Cs alkalmazását, a nyíl a célba érkezést jelzi.

Összefoglalóan, megfigyeléseink lényege az volt, hogy a kondicionálási folyamat automatikussá válásakor, tehát az orientációs-exploratív válasz megszűnésekor a hippocampális theta aktivitás vagy teljesen eltűnik és helyét határozott desynchronizáció vagy spike-szerűvé vált hullámok veszik át. A kondicionálásnak ebben a stádiumában természetesen változatlanul mozog az állat, sőt a cél megközelítése ilyenkor válik leggyorsabbá. A kísérlet korai stádiumában tehát a mozgás theta ritmussal, végső stádiumban pedig desynchronizációval társul. (5. ábra).



5. ábra. Diszkriminált megközelítő válasz korai (A) és végső szakasza (B, C). A: az orientációs választ folyamatos (4-5/sec) theta aktivitás kíséri B: az automatikus fázisban határozott deszinkronizáció jelentkezik. C: ha az automatikus fázisban a megközelítés alatt az állat akadállyal találkozik, a theta hullámok ismét megjelennek.

Ebből első pillanatra az a következtetés kínálkozna, hogy a theta aktivitás és a deszinkronizáció közti fokozatos átmenet jelensége a mozgás gyorsulásával korrelál. A mesencephalis tegmentumból és a hypothalamusból kiváltott mozgás hippocampális

kísérőjelenségei ugyan támogatni is látszanak ezt a konklúziót, (lásd XII. fejezetet) de a feltételezés cáfolatára emlékeztetnünk kell arra, hogy a kísérlet kezdetén az indifferens ingerek többsége ugyancsak markáns desynchronizációt okozott, holott ilyenkor többnyire egyáltalán nem jelentkeztek mozgások.

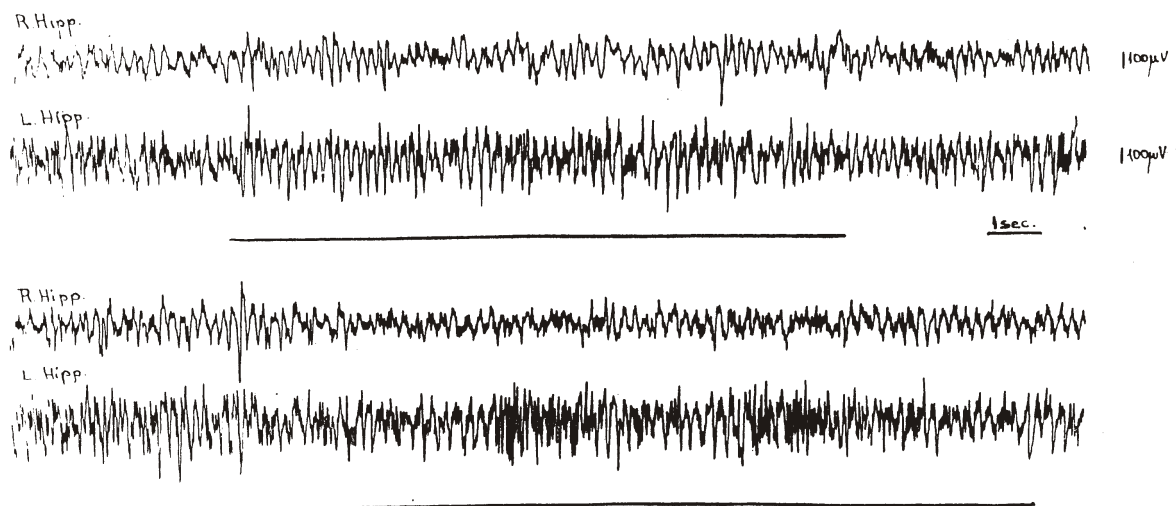
Overtraining

Korai kísérleteinkben azt a stádiumot, amikor a CS a fentebb leírt desynchronizált elektromos mintát váltotta ki, a feltételes válaszok stabilis latencia idői alapján véglegesnek tekintettük, és további változásokat nem ellenőriztünk. Ezt az állapotot általában 200-300 társítás után értük el. Később más céllal, de hasonló feltételek mellett végzett kísérleteinkben viszont azt állapítottuk meg, hogy a változásoknak nem ez az utolsó stádiuma. Ha a megerősítéseket változatlan feltételek mellett a válaszok automatizálódását követően is folytattuk, akkor további néhány száz társítás során a desynchronizált minta fokozatosan eltűnt, és helyét a hippocampus éber, de nyugalmi állapotára jellemző, rendezetlen, gyors és nagy amplitúdójú lassú hullámok szabálytalan keveredéséből álló aktivitás veszi át. Röviden a CS ebben a stádiumban hatásosság ellenére nem befolyásolta a hippocampus aktivitását. Kivételes esetekben a CS maradó hatás egy az inger bekapcsolásának pillanatában jelentkező kiváltott potenciálnak imponáló, nagy amplitúdójú hullámra s néha ezt követő igen rövid tartalmú desynchronizációra korlátozódott. Ugyanebben a stádiumban más struktúrákban, legfeltűnőbben a corpus geniculátum lateráléban viszont fontos, karakterisztikus és maradandó változások jelentkeztek, azt a benyomást keltve, hogy a hippocampális funkciót más agy struktúrák vették át. Ezeknek a részletesebb ismertetésére az V. fejezetben fogunk visszatérni.

Differenciálás és habituáció

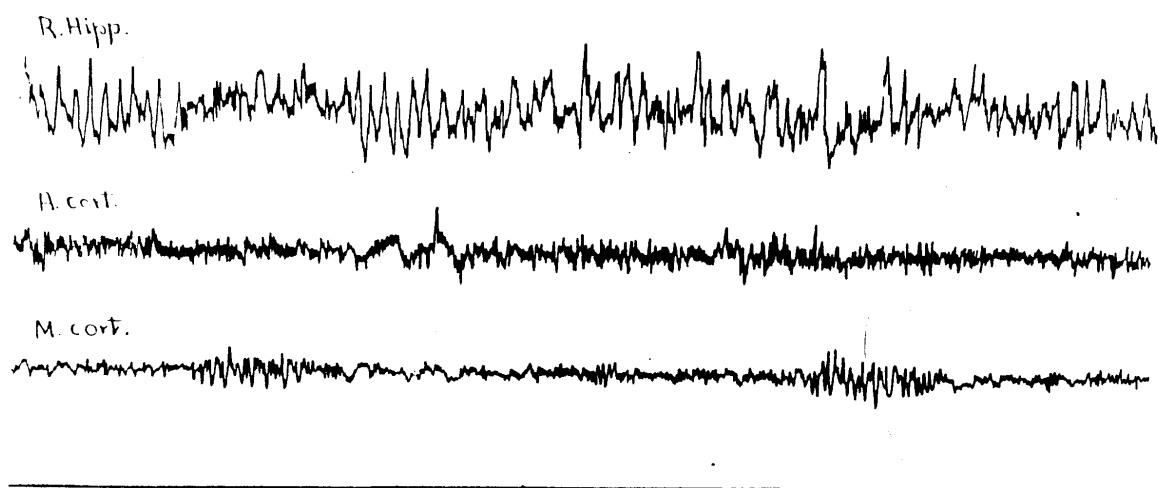
A két jelenség közös címszó alatti tárgyalását az tette indokolttá, hogy az ingerek megerősítés nélküli ismétlése mindkét jelenség előállításában szerepet játszik, (tehát feltehetően mindkét esetben gátló mechanizmus működésbe hozásáról van szó), másrészt, hogy a hippocampusban lényegében azonos változások mutatkoztak mindkét esetben.

Differenciálás (go-no-go) kialakulása során a már korábban kialakított pozitív CS (go signál signál) hatása nem, vagy csak jelentéktelen változásokat mutat. A differenciálás kialakulása során esetenként és átmenetileg ismét theta aktivitás is jelentkezik. A negatív (no go) szignál (amely kísérleteink zömében a pozitív ingernél kétszer frekvensebb vagy kétszer kevésbé frekvens kopogó hang volt) az első megerősítés nélküli alkalmazások során intenzív theta aktivitást és orientációs magatartási effektusokat eredményezett. Annak arányában, ahogy az inger által kiváltott megközelítő vagy elhárító válaszok száma csökkent, illetve eltűnt, egyre határozottabban jelentkezték, és végül dominálónak váltak a desynchronizációs periódusok. (6. ábra).



6. Ábra. Differenciáló hanginger (no go signal) a differenciálás kezdetén határozott theta aktivitást, a differenciálás stabilizálódásakor dominálónak desynchronizált aktivitást indukál a hippocampusban.

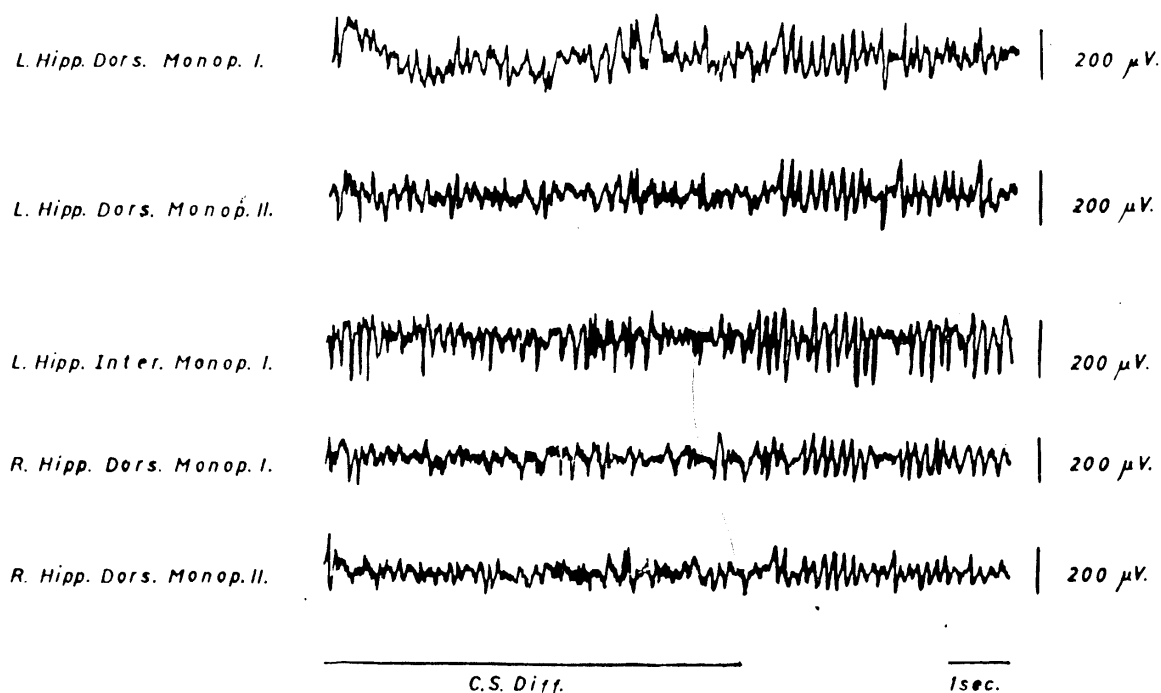
Két további jelenségre is érdemesnek tartjuk felhívni a figyelmet. Differenciálás során a theta aktivitási periódusok közé ékelt desynchronizációs periódusokkal egyidejűleg gyakran észleltük lassú árkádalakú potenciálok jelentkezését a neocortex senso-motoros régiójában. (7. ábra).



7. ábra. A differenciáló hanginger (no go signal) által indukált desynchronizációs periódusok alatt a motoros cortexen (M. cort.) árkád alakú, synchronizált aktivitás jelentkezik.

Más neocorticalis régiók aktivitása ugyanakkor markánsan desynchronizált maradt. E potenciálra, mint az alfa frekvencia tartományba tartozó sajátos rolandikus ritmusra **Gastaut** (1951) hívta fel először a figyelmet. Az ő laboratóriumában végzett vizsgálataiknál úgy találtuk, hogy következetesen mozdulatlansággal társul, és emiatt a motoros régió gátolt működési állapotát tükröző aktivitásként interpretáltuk. (**Grastyán, Hori és Roger**, 1957). A negatív ingerrel kiváltott desynchronizáció és neocorticális „en arceau” ritmus a jelenlegi kísérletben is mozdulatlansággal korrelált, tehát az jutott kifejezésre benne, hogy a negatív CS valóban stabilis differenciált (no go) szignállá vált. A hippocampális desynchronizációt tehát, ugyanúgy, mint a pozitív Cs esetében, az aktuális tanulási folyamat stabilizálódásával korreláló jelenséggént foghattuk fel. Ismételten felhívjuk a figyelmet arra, hogy míg az első esetben a desynchronizáció igen határozott mozgáseffektussal, az utóbbi esetben mozdulatlansággal korrelál. Ez a homlokegyenes ellentétes magatartási korreláció egyik indoka volt annak, hogy a hippocampális elektromos változásokat, másokkal ellentétben már kísérleteink kezdeti fázisában is helytelennek tekintettük egyszerűen mozgással kapcsolatba hozni.

A differenciálási kísérletek egy másik érdekes járulékos lelete az volt, hogy a negatív CS megszüntetésének pillanatában gyakran jelentkezett a theta ritmus rebound jellegű utóhatásként, arra utalva, hogy a negatív inger a desynchronizált periódus alatt általános gátló hatást fejtett ki. Az utóhatásként jelentkező theta aktivitás alatt a állat az egész környezetére irányuló orientációs mozgásokat végzett. (8. ábra).

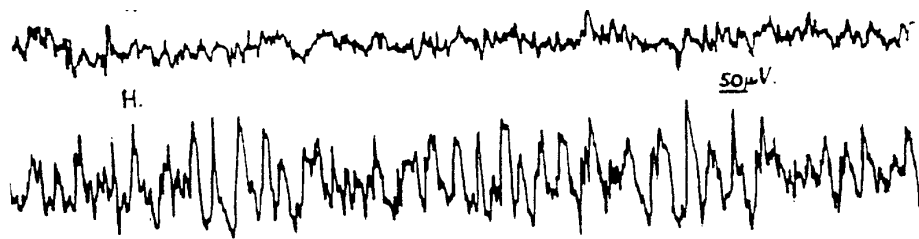


8. Ábra. Biztos hatású differenciáló hanginger megszakításakor markáns rebound jellegű theta aktivitás jelentkezik minden hippocampális régióban.

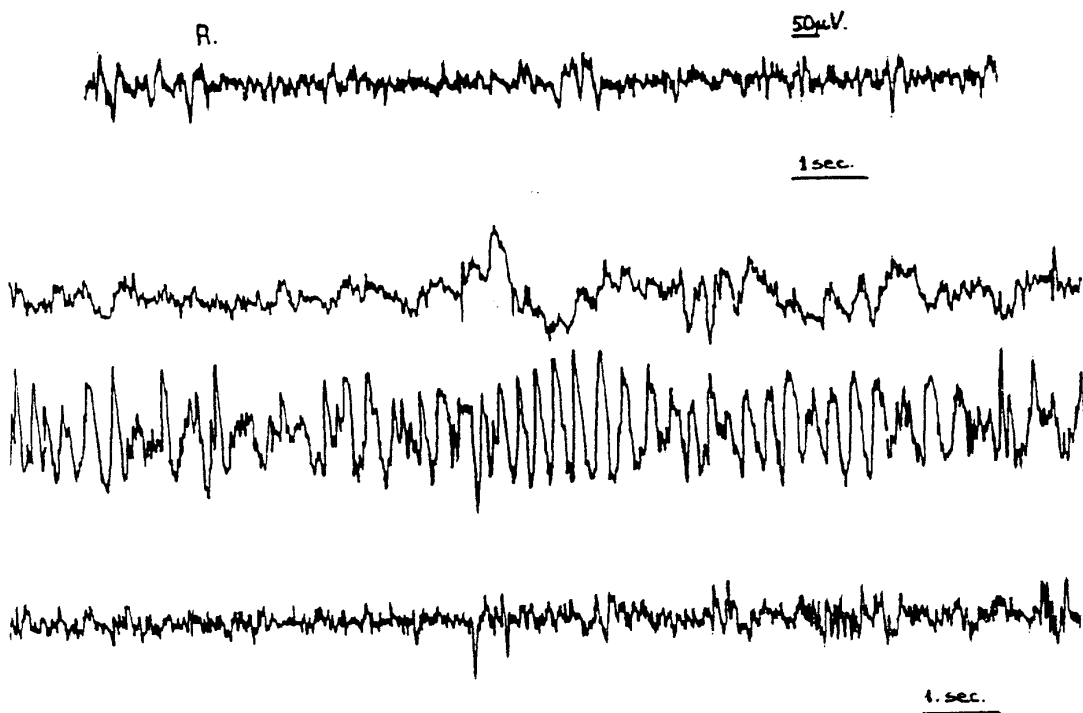
A 9. ábra egy kezdetben markáns orientációs választ indukáló autókürt ismételt, megerősítés nélküli alkalmazása, azaz habituációja során lezajló eseményeket illusztrálja. A hanginger első alkalmazásakor (9. ábra B.) az állat azonnal a hangforrás fel fordul és fixálja azt, ezzel egyidejűleg kifejezett nagy amplitúdójú theta burst jelentkezik a hippocampusban. Az ingerforrásra irányuló adverzív fejmozgás az indukált theta aktivitás legkoraibb szakaszával korrelál, theta burst növekvő majd csökkenő fázisában az állat mozdulatlan volt. Az inger szabálytalan intervallumokban történő ismételt alkalmazásai során azzal arányosan, ahogy az ingerforrásra irányuló

orientációs válasz csökkent majd eltűnt egyre határozottabb desynchronizált aktivitást indukált (9. ábra D.). A desynchronizációs mint első jelentkezései során a hallókérgen nagyobb amplitúdójú synchronizált kisülések jelentkeztek (9. ábra C.), amelyek hasonlítanak a fentiekben ismertetett motoros kérgi synchronizációhoz.

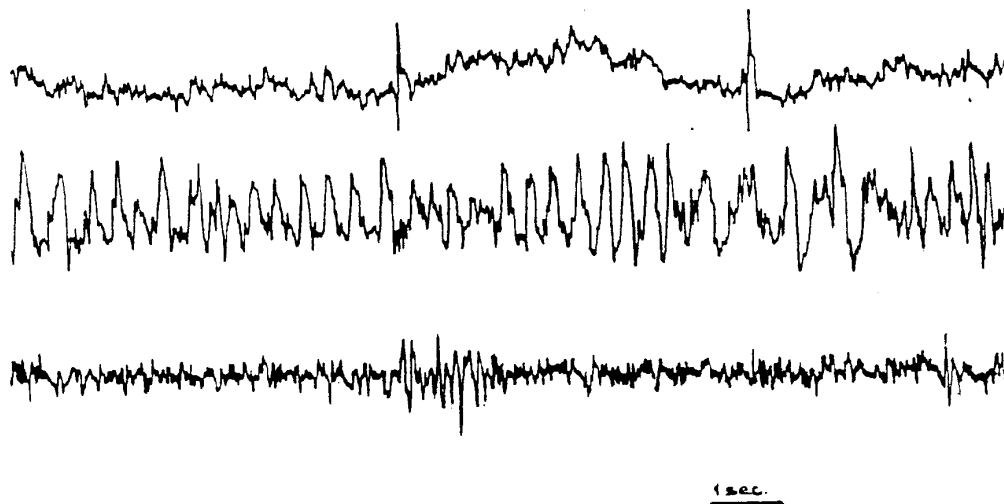
A



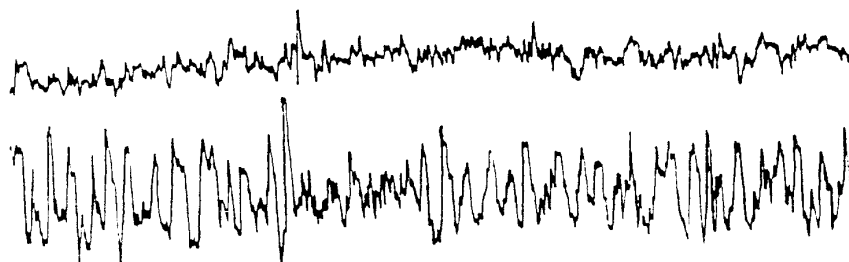
B



C



D



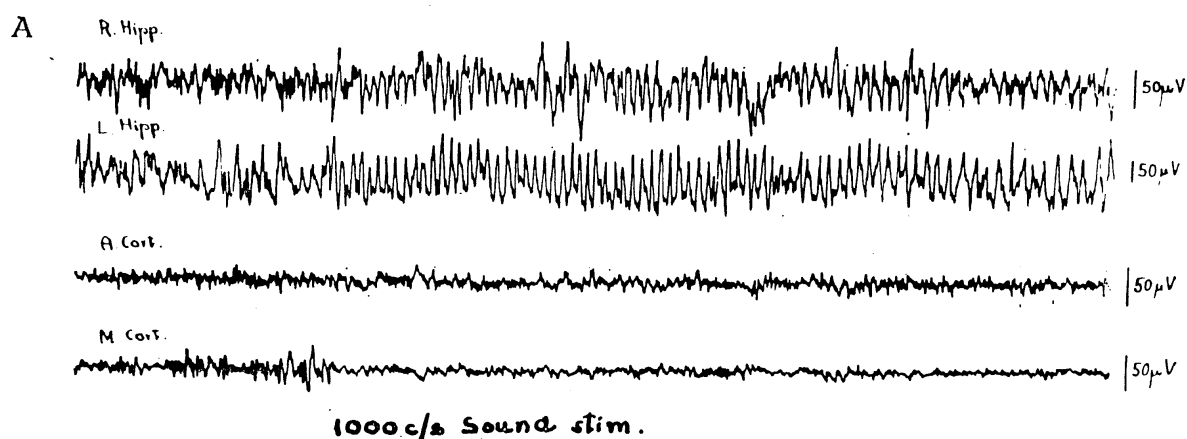
9. Ábra.

(Sajnos ezekben a kísérletekben a motoros kéreg aktivitását nem regisztráltuk). Végül a habituáció teljessé válása után a hangerő további alkalmazásakor gyakorlatilag érintetlen maradt mind a hippocampális mind a neocorticalis tevékenység.

A feltételes szignálok inadekvát szituációban okozott hatásai

Kísérleteinket többségében ugyanazoknál az állatoknál egyedenként változó sorrendben, vagy egyidejűleg, táplálkozási és elhárító reflexet is építettünk ki két független apparátusban. Ez alkalmat adott egyrészt a két válasz kísérőjelenségeinek ugyanazon állatnál történő összehasonlítására, másrészt a szignálok prezentálási helyének felcserélését kísérő jelenségek megfigyelésére. Úgy találtuk, hogy a megközelítő és elhárító válasz hippocampális elektromos és magatartási kísérőjelenségei lényegében azonosak, csak idői jellemzőikben különböznek. A diffúz exploráció és a CS-re irányuló orientációs válasz elhárító reflexben kevésbé volt kifejezett és tartós, az automatikus válasz pedig korábban jelentkezett a megközelítő válasznál.

A feltételes ingerforrások felcserélése, amelyhez eredetileg semmi különös várakozást ne fűtünk kritikus jelentőségűnek bizonyult, ugyanis azt állapítottuk meg, hogy ez a legalkalmasabb eljárás markáns és tartós theta aktivitás indukálására.



10. Ábra. Elhárító feltételes hanginger, amely automatikus elhárító válaszokat és desynchronizációt indukált elhárító környezetben, megközelítő szituációban első alkalmazásai során intenzív orientációs választ és markáns, folyamatos, lassú theta ritmust indukál.

Illusztrációként (10 ábra) elhárító folyamatos hanginger megközelítő szituációban indukált effektusát mutatjuk be. A állat az inger hatásának egész ideje alatt intenzív orientációs-exploratív magatartást tanúsít. Az elhárító inger alkalmazásakor nem észleltünk félelemre utaló, a megközelítő szignál alkalmazásakor pedig táplálkozásra utaló magatartási tüneteket. Tekintetbe véve, hogy ugyanezek az ingerek indifferens minőségben magatartási szempontból hatástalannak bizonyultak, a hippocampusban pedig határozott desynchronizációt váltottak ki, semmi kétségünk nem maradt aziránt, hogy az inadekvát szituációban kiváltott hatásokat a kondicionálás következményének kell tulajdonítanunk. Ez a tény jól illusztrálja a teoretikus szempontok ismertetésekor kifejtett nézetünket, mely szerint a kondicionálás lényegi hatása a szignálra irányuló reakció, amely olyan szituációban is megmaradhat, amely nem felel meg az inger által eredetileg jelzett funkcióknak, illetve ahol ilyen funkció kivitelezésére nincs mód. A CS tehát a kondicionálás során, annak ellenére, hogy kialakulásában egy specifikus adaptív esemény szerepelt, multipotenciális jelzővé válik, amely bármilyen feltételei mellett képes befolyásolni és irányítani az organizmus magatartását.

Néhány következtetés

A fentiekben összefoglalóan ismertetett kísérleti tények nem merítik ki az orientáció és a kondicionálás viszonyának vizsgálata kapcsán feltárt evidenciánkat. Mielőtt azonban a továbbiak ismertetésébe belefognánk több szempontból is helyén valónak látszik az eddigi tények kritikus elemzése.

Az eddig ismertetett kísérleti tényekből annakidején (**Grastyán, Lissák, Madarász, és Donhoffer, 1959**) két fontosabb következtetést vontunk le. Egyik konklúzió arra a kérdésre adott válasz volt, hogy milyen magatartással korrelál a hippocampus két jellemző elektromos aktivitási formája a theta ritmus és a desynchronizáció. A másik konklúzió e két alapvető elektromos minta mögötti mechanizmussal kapcsolatos hipotézis volt.

Első állításunk lényege az, hogy a theta ritmus az orientációs válasz kísérőjelensége. Jelentkezésének körülményeiből ítélve azt hangsúlyoztuk, hogy a theta ritmust a tanulási folyamat eredményének tulajdonítjuk. Alternatív fogalmazásban: a theta aktivitást olyan korábban közömbös és a magatartás irányítását illetően hatástalan környezeti ingerek váltják ki, amelyeket a megerősítések eredményeként az állat jelentősnek de bizonytalan jelentésű ingernek „ítél”. A desynchronizált mintát tapasztalatunk szerint közömbös ingerek, tehát a leendő CS-ok váltották ki, másrészt a kondicionálás végső fázisában automatikus instrumentális megközelítő vagy kerülő válaszok kivételezése során jelentkezett. Lényegében az volt a véleményünk, hogy a desynchronizált minta automatikussá vált tanult válaszok kísérőjelensége. Pillanatnyilag talán ellentmondásosnak látszik, hogy az indifferens, ismeretlen és a jelentését tekintve tökéletesen ismertté vált ingernek ugyanazt a hatást tulajdonítjuk. A következő fejezetben ismertetendő tények azonban úgy véljük fel fogják oldani ezt a látszólagos ellentmondást. Addig a gondolatmenet érdekében tekintsünk el az indifferens inger hatásának értelmezésétől.

A másik fő állításunk a theta és desynchronizáció mögött álló mechanizmusra, illetve ezek jelentőségére vonatkozott általában. Ez az állítás a bemutatott kísérleti adatokból a hippocampus elektromos ingerlésével kiváltott jelenségekből és a hippocampus sértését kísérő jelenségekből levont következtetések kombinációjával

alakult ki és lényeg az volt, hogy a theta ritmus a hippocampus gátolt vagy nyugalmi állapotát, a desynchronizáció pedig aktív működési állapotot tükröző minta.

Vegyük szemügyre ezek után az első konklúzióval kapcsolatos irodalmi nézeteket. Mivel saját kísérleteinket megelőzően, nem narkotizált és szabadon mozgó állatnál a hippocampus aktivitását rendszeresen más szerzők nem vizsgálták, eredetileg csak egyetlen olyan álláspont volt, amellyel nem értettünk egyet, nevezetesen **Greens Arduini**-e (1954), akik a theta ritmust újra felfedezték. Szerintük a theta ritmus az archicortex sajátos ébredési (arousal) reakciója. E megállapítás lényegében arra a két tényre épült, hogy a theta ritmust olyan subcorticalis rendszerek elektromos ingerlése produkálja, amelyek markáns elektromos és magatartási ébredési effektusokat produkálnak, másrészt, hogy a hippocampális theta aktivitás az esetek többségében neocorticalis desynchronizációval együtt jelentkezik. Saját tapasztalatunk ezt az utóbbi állítást egyáltalán nem támasztotta alá. Pregnáns theta ritmust mutató lókuszek a már ismertetett feltételek mellett ugyancsak pregnáns desynchronizációs aktivitást is mutattak s a hippocampus és neocortex szimultán desynchronizált állapota legalább olyan gyakran és törvényszerűen jelentkezett, mint a theta és a desynchronizáció. (**Karmos, Grastyán, Losonczy, Vereczkey, Gross, 1965**). **Green és Arduini**val szemben azzal érveltünk, hogy a theta aktivitás ritmikus, lassú, a neocorticalis alfa aktivitásához hasonló, csak annál kevésbé frekvens synchronizált tevékenység, amelyet, ha létezik ugyanebben a struktúrában határozott desynchronizációs minta is, ugyanúgy nem tekinthetünk ébredési aktivitásnak, mint ahogy a neocortex alfa aktivitását sem tekintjük annak. (Szó szerinti értelemben véve az arousal reakciót, a legmeggyőzőbb tény álláspontuk mellett az, hogy a fiziológiás alvásból ébresztett állat hippocampusának elsődleges reakciója kivétel nélkül igen határozott desynchronizáció, theta hullámok csak az ébredést követő explorációs fázisban regisztrálhatók. (**Karmos és Martin, 1969**). Az a nézetünket, hogy a theta aktivitás a hippocampus általános és homogén gátlási állapotának felel meg, később ingerlési kísérleteink tényei alapján (**Grastyán, Karmos, Kellényi, és Martin, 1965**) mi magunk is módosítottuk. Az engedményben azonban ma sem mentünk túl azon az állításon, hogy a lassú theta aktivitás legfeljebb a hippocampus készenléti állapotának felel meg. (**Gray**-nek 1970) azzal az ellenvetésével, hogy a gátlási vagy inaktív állapot

hipotézise a hippocampusban tanulás során észlelhető frekvencia eltolódásokkal (**Elazar** és **Adey**, 1967, nem egyeztethető össze, a későbbiekben fogunk foglalkozni.) A hippocampus aktív állapotát tehát továbbra is a desynchronizált mintában látjuk.

Összefoglalóan a theta ritmus arousal hipotézisét amellelt, hogy a mellette szóló argumentumot, a theta és corticalis desynchronizáció reciprok megjelenését maga **Green** és **Arduini** sem találta törvényszerűnek, saját vizsgálataink és más szerzők adatai sem támogatják (**Benett**, 1969; **Corazza** és **Parmegiani**, 1961.) E tények és megfontolások természetesen nem nyújtottak kellő alapot ahhoz, hogy az archicortical arousal reaction” ne verjen kiirthatatlanul, gyökeret az irodalomban. Szerencsére a vele jelzett koncepció a legkevésbé hátráltató a jelenleg létezők közt, és alig fokozza az amúgy is szokatlan méretűvé nőtt konfúziót.

Ugyancsak az irodalom sajátos elfogultságát tükrözi, hogy bár már első közlésünkben is nyomatékosan felhívtuk a figyelmet a desynchronizált aktivitási minta gyakoriságára és jelentőségére, a kísérletezők többsége ezt saját kutatásában és a hivatkozásokban is negligálta, és csak a közelmúltban és elsősorban azt követően nyert elismerést, hogy **Stumpf** (1965) akut kísérletben és nyílon megerősítette a minta létezését. **Stumpf** azon tapasztalat alapján, hogy a mediális septális léziókat követően az agytörzsi elektromos ingerléssel kiváltott theta ritmus megszűnik viszont a desynchronizációs effektus perzisztál, a két mintát két független mechanizmusnak tulajdonította. **Stumpf** ezenkívül egy theta suppressziós hatásról is beszámolt, amelyet nem tekint a desynchronizációs mechanizmussal azonosnak, Krónikus kísérleti feltételek között nagyon nehéz objektíven elkülöníteni e két feltételezett hatást egymástól, de nem tartjuk kizártnak, hogy a suppressziós hatás fiziológiásan is létező mechanizmust reprezentál. Elektromos ingerléssel nyert tényeink ismertetésénél demonstrálni fogunk majd olyan jelenségeket is, amelyek azt mutatnák, hogy a ritmikus lassú theta (sőt delta) aktivitás és a desynchronizáció egymásba fokozatosan átmenő állapotok, tehát egy funkcionális kontinuum végállapotai is lehetnek.

Azt az állításunka, hogy a theta aktivitás macskánál az orientációs válasszal korrelál, több szerző hasonló feltételek mellett végzett kísérletben határozottan megerősítette. (**Brown**, 1968; **Bennett**, 1969; 1970; 1971.) A desynchronizáció és stabilitás, „korrekt” instrumentális válasz közti korreláció meglepő módon kutyánál

nyert megerősítést (**Lopez da Silva és Kamp, 1969.**) Az egyezések és nézetkülönbségek ismertetésénél, a szokással ellentétben, helyenként hangsúlyozni fogjuk egyrészt a species különbségeket², másrészt a kísérleti különbségeket, mert mint látni fogjuk a nézetkülönbségek többsége ezekre vezethető vissza. Az irodalmi diszkrepanciák megtárgyalásában segítségünkre lesz és részben feleslegesé is teszi **Bennett** (1971) közelmúltban közölt kitűnő összefoglaló cikke, amely megbízható áttekintést ad a theta és magatartás közti összefüggések és nézeteltérések kialakulását és jelenlegi helyzetét illetően.

² E fejezet megírását követően került közlésre az az érdekes adat (**McGowan – Sass, 1973**), hogy patkány ventralis hippocampusában, olyan lókuszokban amelyek theta aktivitást is mutatnak, elhárító válasz kivitelezése közben markáns desynchronizáció, tehát hasonló aktivitás jelentkezik, mint amit mi macskánál észleltünk. E tény valószínűvé teszi, hogy a carnivorák dorsalis hippocampusával homolog régió rágcsálóknál a ventralis hippocampus lehet. Mivel a patkányon végzett kísérletek túlnyomó többségében csak a dorsalis hippocampus aktivitását regisztrálták, az idézett tény feloldhatja a két species közt talált és eddig értelmezhetetlen különbségekből adódó teoretikus diszkrepanciákat.

IV. FEJEZET

A hippocampális elektromos aktivitás és magatartás közti viszonyal kapcsolatos főbb álláspontok

Az áttekinthetőség érdekében tanácsos lenne az alább tárgyalandó nézeteket csoportba sorolni. Ezt megnehezíti az, hogy a legtöbb álláspont nem jellemezhető egyszerűen, és nem utalhatunk rá egyetlen terminussal, ellentétben sajátunkkal, amelyet mi magunk sem tiltakozunk ellene, nevezhetünk orientációs hipotézisnek. (Ez azonban, mint ahogy alább részletesebben is ki fogjuk fejteni egyáltalán nem jelenti azt, hogy saját hipotézisünk nem vonatkoztatható a mások által jelentősnek tekintett működésekre is). Némi erőltetéssel az alábbi csoportosítás látszik elfogadhatónak:

1. több faktor teória. Lényegében olyan álláspontok, amelyek a hippocampus elektromos aktivitásának kvantifikálható változatait különböző és egymástól független funkciókkal kapcsolják össze,
2. Arousal teóriák. Ezek a hippocampusban észlelhető elektromos változások mögött lényegében aktivációs-motivációs változásokat látnak.
3. Mozgás teóriák. Ezek a hippocampális elektromos aktivitás jellemző változásait különböző mozgástípusokkal hozzák kapcsolatba, tehát a mozgás fogalmát a funkcionális definíció mellőzhetetlen kellékének tekintik.

Több-faktor álláspont

Legmarkánsabb képviselője **W. R. Adey**, aki munkatársaival hosszú éveken át a korszerű elektrofiziológia adatértékelő lehetőségeit közel kimerítő (átlagolás, korreláció, spektrum analízis) és a mienknél szofisztikáltabb fegyvertárral kísérelte meg fiziológiás feltételek mellett megközelíteni ennek az enigmatikus szervnek a speciális funkcióit. Az egymást követő közlemények sorában, váltakozó hangsúllyal az alábbi proposíciókat tette:

1. A hippocampális theta ritmus illetve annak egy speciális frekvenciasávja megközelítő válasszal korrelál (**Adey és Dunlop, 1960; Adey, Dunlop és Hendrix, 1960; Helmes és Adey, 1960; Adey, Walter és Hendrix, 1961; Adey, Walter és Lindsley,**

2. A lassú (4-5/sec) hippocampális theta orientációs válasszal korrelál (**Radulovacki és Adey**, 1965). A hippocampális theta információ transakciók kísérőjelensége (**Adey** 1966. 4.) A hippocampális theta memória konszolidációval és információtárolással korrelál (**Adey és Walter**, 1963; 1970).
3. A lassú theta aktivitás általános éberségi funkciót tükröz (**Elazar és Adey**, 1966; 1967. 6). A hippocampális theta a figyelem fókuszolásával kapcsolatos jelenség (**Elazar és Adey**, 1966; 1967 a; 1967 b. 7.) A deszinkronizált aktivitás a célszerű magatartást megelőző döntéssel (decision making) korrelál (**Elazar és Adey**, 1967).

Az első kézenfekvő, de feltétlenül felületes kritikai ellenvetés **Adey** álláspontjával kapcsolatosan az lehetne, hogy túl sok funkcióval ruházza fel a hippocampust, ami úgy is felfogható, mint a nehézségek megkerülésének egyik útja, de amellett, nehezen támadhatóvá is teszi az álláspontot. Elvileg elképzelhető, hogy a hippocampus nem egy, hanem több összetartozó vagy független működés mechanizmusát reprezentálja. Saját hipotézisünkben következően számunkra természetesen vonzóbb az a feltételezés, hogy a hippocampus lényegében egyetlen alapvetően fontos mechanizmust reprezentál, amely azonban minőségileg eltérő magatartási jelenségeknél eltérő aspektusaival kerül előtérbe, vagy amelynek a mennyiségi változásai látszólag különböző magatartási megfelelőket eredményez. Úgy véljük, hogy nem áll ellentétben a korszerű lokalizáció elveivel az a törekvés, hogy egy fejlődéstani és strukturális szempontból olyan kimagaslóan egységes szervnek, mint a hippocampusnak a funkcióját megkíséreljük a lehető legkisebb számú elemre redukálva definiálni. Az alábbi elemzést először **Adey** téziseivel kapcsolatosan egyrészt azzal a céllal végezzük, hogy nem redundánsak-e, azaz, hogy nem ugyanazon funkció különböző aspektusairól van-e szó, másrészt azért vizsgáljuk meg, hogy állításai hogy viszonylanak saját álláspontunkhoz. Ennek megkönnyítésére ismét felsoroljuk az egyes tézisek címszavait és alább ebben a sorrendben fogjuk részletesebben megvizsgálni őket.

1. Megközelítés (approach), diszkriminált approach;
2. Orientáció;

3. Információ tranzakció;
4. Memória konszolidáció és információátárolás
5. Ébredés (arousal);
6. Figyelem fókuszálás;
7. Döntés (decision);

Approach

Azt az állítást, hogy a hippocampális theta aktivitás a diszkriminált instrumentális megközelítő válasszal korrelál, tulajdonképpen semmi okunk nincs cáfolni. Egyrészt azért nem, mert a feltételes cél megközelítése objektíven megfigyelhető magatartási jelenség, másrészt ezt a korrelációt saját kísérleteink is megerősítik. Tapasztalatunk szerint a kondicionálás kezdeti stádiumában a cél felé közelítő állat hippocampusa valóban folyamatos theta aktivitást mutat. Miért ragaszkodunk mi ennek elfogadása után mégis ahhoz, hogy e célközelítő akciót orientációs megnyilvánulásként tartsuk számon? Egyrészt azért, mert közvetlen megfigyeléseink és filmanalíziseink egyaránt azt bizonyítják, hogy a theta perzisztálása idején az állat a feltételes szignált közelíti meg, nem pedig a táplálékot, mint célt. A megerősítések hatására először a jól ismert fázikus szem és fejmozgásokkal jellemzett orientációs válasszal reagál az állat, ez egyre intenzívebb és tartósabb lesz, majd lokomocióban folytatódik, végül így lesz belőle feltételes szignálra irányuló megközelítő aktus. A 3. ábrából világosan megállapítható, hogy amint az állat az ingerforrástól az etető felé fordul a theta hullámok eltűnnek. Később ismertetendő kísérleteink, amelyeket a szignálra s a célra irányuló válaszok közti viszony tisztázásra szántunk, még sokkal határozottabban alátámasztják ezt a megállapítást. Véleményünk szerint **Adey** kísérleteiben ugyanez történik, de mivel diszkriminatív szignál és a cél térben együtt vannak, egyszerűen nem állapítható meg, hogy az állat melyiket közelíti meg.

Adey és saját álláspontunk közti diszkrepanciák azonban ezzel még nem merültek ki. Mi azt állítjuk, hogy a CS első, kondicionálás előtti alkalmazása desynchronizációt vált ki, a theta a megerősítéseket követően a CS-re irányuló orientációs-megközelítő válasz alatt jelentkezik, az automatikus válaszokat pedig

ismét desynchronizáció kíséri. B korrelációból az is nyilvánvalóan következik, hogy a theta aktivitás tanulás eredményeként jelenik meg.

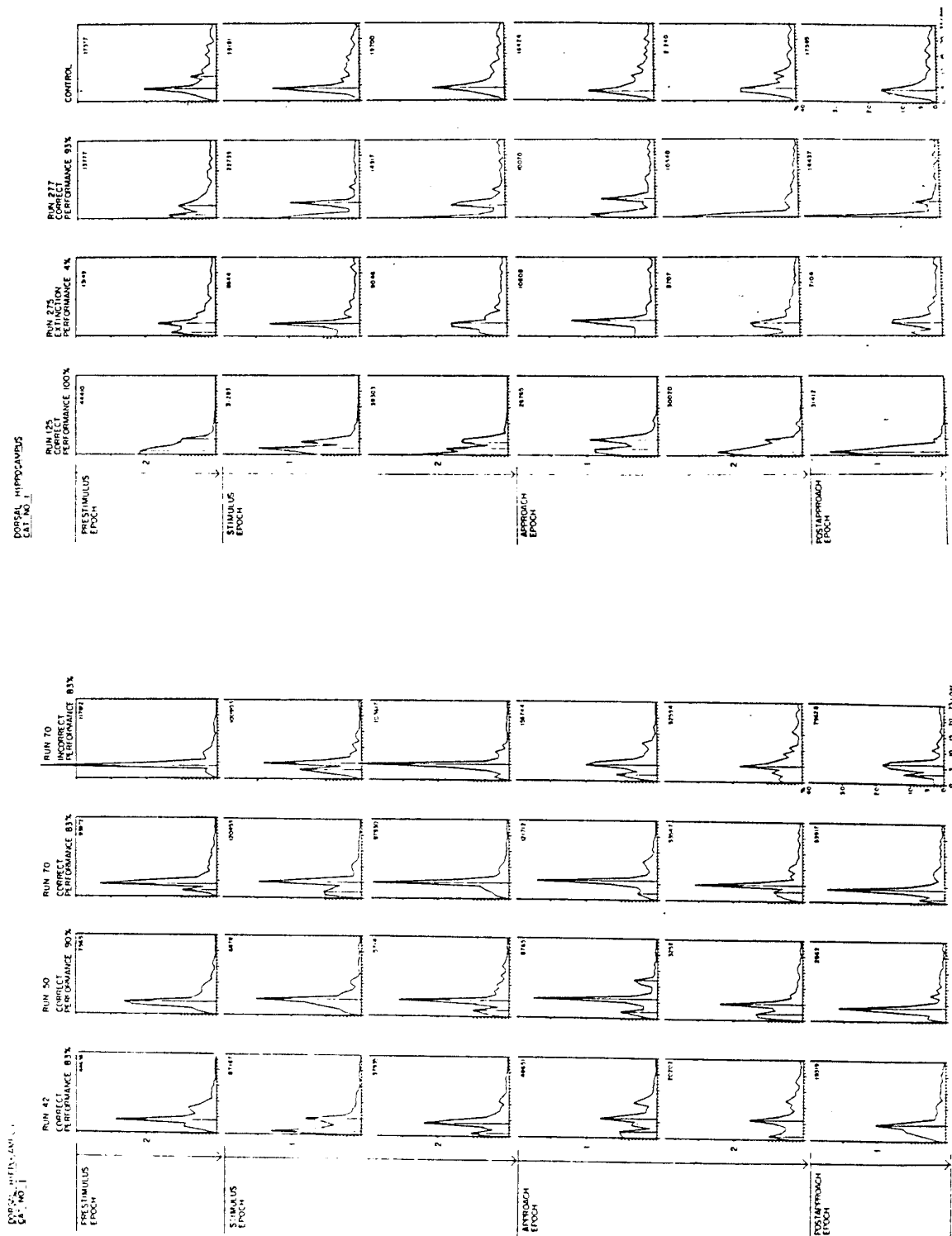
Adey lényegi állításai a következők: a lassúbb (4-50/sec) theta aktivitás már kondicionálás előtt jelentkezik a kísérleti szituációban, következésképpen nem tulajdonítható tanult jelenségnek. Rendezett, organizált és fokozatosan gyorsuló theta aktivitás a megközelítő válaszok alatt jelentkezik, és frekvenciája végül a diszkriminációs stabilizálódásakor 6/sec lesz. Utóbbi tehát a korrekt diszkriminált megközelítő válasz specifikus elektromos korrelátuma. Ez a theta tevékenység **Adey** szerint a kondicionálás legvégső stádiumában is perzisztál. Szembesítsük most egyenként ezeket az állításokat sajátjainkkal.

Hogy theta aktivitás a kondicionálást megelőzően is mutatkozik a hippocampusban azt saját tapasztalatunk is megerősíti. Ez azonban még nem ad alapot arra, hogy a tanulás szerepét a theta kiváltásában elutasítsuk. Mi a theta és orientáció tanult jellegét arra a tényre alapozzuk, hogy a CS kondicionálás előtt az esetek túlnyomó többségében desynchronizációt és nem thetát okoz. Mi tehát a theta aktivitás tanult jellegét egy általunk **kontrollált inger** hatásával dokumentáljuk. Egy olyan ingerrel, amelynek a hatását a tanulást megelőzően következetesen ellenőriztük, és úgy találtuk, hogy nem képes theta aktivitást indukálására. **Adey** és munkatársai ezt következetesen és különösen a következő fejezetben bemutatott szigorított feltételek mellett nem ellenőrizték. Az a tény, hogy theta mint spontán aktivitás kondicionálás előtt is gyakran jelentkezik, egyáltalán nincs ellentétben azzal az állítással, hogy orientáció kísérő jelensége. A környezet számos olyan nehezen vagy egyáltalán nem kontrollálható ingere lehet ezért felelős, amelyekkel az állatnak korábban már tapasztalata volt. Az a tény, hogy az orientáció igen gyakori jelenség ugyancsak nem elegendő érv a tanult jelleg elutasítására, mert vitathatatlan, hogy egy felnőtt állat cselekvéseinek többsége tapasztalati úton szerzett ingerek kontrollja alatt áll.

Lényegében azzal is egyetértünk, hogy a megközelítő válasz alatt jelentkező theta a kondicionálás során egyre frekvensebbé válik. Nézeteltérés azt illetően marad, hogy theta aktivitás perzisztál-e vagy nem. Saját kísérleteinkben a kondicionálás végső fázisában olyan lókuszek esetében is észleltünk desynchronizációt, amelyek korábban markáns theta aktivitást mutattak. Ez valószínűtlenné teszi, hogy a különbségért csak

az elektródák eltérő lokalizációi lennének felelősek. Az eltéréseket, véleményünk szerint inkább az eltérő kísérleti feltételek magyarázhatják meg. Adey kísérleteiben az állat a megközelítő válasz előtt a starthelyre van bezárva, ahonnan nem láthatja a célt. A figyelmeztető hanginger követően néhány másodperccel a starthely ajtaja kinyílik és az állatnak a feltételes szignál segítségével kell döntenie afelől, hogy a két etetőhely közül melyiket közelítse meg. Ez feltételezi azt, hogy tájékozódjék a szituációban, és mivel a szituációnak ez a jellege a kondicionálás egész tartama alatt változatlan marad, kikerülhetetlen az a következtetés, hogy **Adey** kísérletében a tájékozódás feltételei permanensen adóttak. A kísérleti szituáció természete, a CS véletlenszerűen változó prezentálása, elvben is kizárja, hogy az állat a választ automatikusan hajtsa végre. Véleményünk szerint tehát ha perzisztál, akkor azért perzisztál a theta ritmus, mert az állatnak a korrekt válasz végrehajtásához a tájékozódás egy minimumára mindvégig szüksége van. Mi azonban e számunkra kedvező következtetés ellenére sem vagyunk meggyőződve arról, hogy **Adey** kísérleteiben a theta aktivitás mindvégig változatlan intenzitással perzisztált, s hogy ez a változások végső szakasza. Erre a feltételezésre okot éppen **Elazar** és **Adey** (1967) adatai adnak. E dolgozatban ugyan meggyőző adatokkal demonstrálják, hogy a tanulás előrehaladásával arányosan és már 80%-os korrekt teljesítménynél a spektrális csúcsok egyrészt a 6 c/sec-os tartományban érik el legmagasabb értékeiket, másrészt, hogy inkorrekt válaszok esetén hiányzik ez a csúcs a megközelítő fázisban, a kondicionálás alatti változások azonban ezzel még nem értek véget. Overtraining alatt (**Elazar** és **Adey**, 1967. 231. o. 3. ábra, 125-ös kísérleti ülés) a 100%-os korrekt teljesítmény ellenére eltűnik a 60/sec-os spektrális csúcs és a power spektrum ellaposodik. Ezt az ellaposodást **Elazar** és **Adey** egyértelműen hajlandók azonosítani az általunk, valamint **Yoshii**, **Shimikochi**, **Miyamoto** és **Ito** (1966) által desynchronizációnak minősített aktivitással. A spektrum fokozatos ellaposodása valójában már korábban is jelentkezik, a 6 c/sec-os spektrális csúcs meredekségében is ez jut kifejezésre.

Tekintettel a desynchronizációval kapcsolatos érvek elvi jelentőségére és arra, hogy pusztán leírás alapján nehéz lenne határozott állást foglalnia az olvasónak, mellékeljük **Elazar** és **Adey** (1967) kritikusnak tekintett eredeti ábráit. (11. ábra.)



11. Ábra. Spektrális denzitások macska dorsalis hippocampusában, megközelítő válaszok kiépítésének különböző stádiumaiban és kioltás alatt. (Elazar és Adey, 1967; 2. és 3. ábra 230 és 231. o.) Részletesebb elemzést lásd a szövegben.

Mivel a totális power spektrum csökkenésével egyidejűleg sem magasabb sem alacsonyabb frekvencia sávokban nem jelentkezik aktivitás fokozódás, **Elazar** és **Adey** a „desynchronizációt” a domináns frekvencia szabályosságának csökkenésével, illetve amplitúdó csökkenésével hozzák kapcsolatba. Eredményeik ebből a szempontból, ahogy ők maguk is elismerik ellentétben állnak **Boudreau** (196) hasonló feltételek mellett nyert adataival, aki magasabb frekvenciák (15-20 c/sec) egyidejű fokozódását is észlelte. A pillanatnyi összefüggés szempontjából azonban ennek csak másodlagos jelentősége van, a lényeges az, hogy 100%-osan korrekt diszkriminált approach válaszok nem a 6 c/sec-os theta aktivitás maximumával korrelálna, hanem desynchronizációval. Ha engedékenyebbek akarunk lenni, akkor azt mondhatjuk, hogy a 6 c/sec-os theta aktivitás maximuma nem a diszkriminativ teljesítmény optimumával korrelál. (Némi rosszmájúsággal viszont ugyanezt úgy is kifejezhetjük, hogy a hibás válaszok 20%-a a 6 c/sec-os theta aktivitással együtt tűnik el.) Ahogy korábban már hivatkoztunk rá **Lopez da Silva** és **Kamp** (1969) kutyán végzett kísérletekben a korrekt teljesítményt hozzánk hasonlóan, szintén desynchronizációval találták korrelálhatónak. E megfontolások alapján úgy véljük, hogy saját, orientációs hipotézisünket egyelőre indokolatlan lenne feladnunk.

Orientáció

A theta és az orientáció közti összefüggéseket **Radulovácki** és **Adey** (1965) a korábban is használt kísérleti szituációban és ugyancsak macskánál, potenciál átlagolási technika alkalmazásával vizsgálták. E kísérlet lényegi lelete az, hogy az orientációt okozó ingerek (nem túlságosan jól definiált ingerek pl. a figyelmeztető hanginger ajtónyitás nélküli alkalmazása, és a megvilágított célrégió figyelése a starthely résein (4-5 c/sec-os, kevésbé szabályos és később jelentkező theta aktivitást okoznak, mint amilyen diszkriminált megközelítő válaszok, során regisztrálható. Drogok hatására (LSD-25 és cyclohexamine, CL-400/tartósan (10 nap) felszabaduló orientációs tevékenység során a theta szabályosabbá válik és megközelíti a diszkriminált approach válasznál észlelt képet.

Mindenekelőtt azt kell megállapítanunk, hogy ebben a kísérletben **Radulovácki** és **Adey** határozottan elismerik, hogy az orientációs válasz mutat korrelációt a theta

aktivitással. Az egyetlen különbség ezek után az marad köztünk, hogy mi a theta egész tartományát az orientációs válasszal és annak kvantitatív változásaival hozzuk összefüggésbe, **Radulovácki** és **Adey** pedig ragaszkodnak ahhoz, hogy a 4-5 c/sec-os theta az orientáció, a 6 c/sec-os pedig a diszkriminált megközelítő válasz kísérőjelensége.

Lássuk, hogy mi szól saját álláspontunk mellett. Mindenekelőtt az az igen gyakran tapasztalt tény, amit korábban prezentált ábráinkon az olvasó maga is ellenőrizhet, hogy félreérthetetlenül orientációs válaszokat okozó ingerek markáns 6 c/sec-os theta aktivitást váltanak ki. Továbbá, az orientációt okozó inger által indukált theta aktivitás frekvenciája általában az inger behatása alatt is változik, intenzív hatás esetén 6/sec-ról fokozatosan csökken 3/sec-ig. Megközelítő válasz alatt ennek a fordítottja észlelhető, az éppen hatásossá váló és igen renyhe orientációt okozó inger lassú (4/sec) thetát indukál, amely annak arányában, ahogy az állat érdeklődése nő az inger iránt frekvensebbé válik és amikor az állat az ingert megközelíti elérheti a 6/sec-ot. A theta aktivitás frekvencia eltolódása tehát saját kísérletünkben az orientációs tendencia intenzitásának változásaival arányos. **Radulovácki** és **Adey** a frekvencia eltolódásának ezt a fokozatos kialakulását ugyan nem dokumentálják, de valószínűtlen, hogy ne ez történne az ő esetükben is. Mellesleg a már idézett **Elazar** és **Adey** (1967) közleményben teljesítmény spektrum csúcsainak fokozatos eltolódása világosan ezt bizonyítja. Elutasíthatatlanul az a konklúzió kínálkozik tehát, hogy a theta aktivitás különböző frekvenciasávjai nem különböző magatartási folyamatok speciális mechanizmusainak, hanem ugyanazon magatartás intenzitás-variánsainak megfelelői. Határozottan emellett szól az a tény is, amelyre egyébként Adey is többször hivatkozik, hogy a tegmentum vagy a diencephalon elektromos ingerlésével kiváltott theta tevékenység frekvencia változásai szoros korrelációt mutatnak az ingerlés intenzitásával.

Számunkra nehéz megérteni, hogy ezeknek az adatoknak a tükrében hogy tartható fenn az az állítás, hogy az 5 és 6 sec-s theta aktivitás alapvetően különböző magatartási válaszok kísérőjelenségei. Ezt a feltételezést csak olyan tények tennék indokolttá, ha az ingerlés intenzitásának növelésekor szekvenciaszerűen újabb és **minőségileg** különböző magatartási formák jelentkeznének különböző magatartási

formák jelentkeznének. Ilyen adatok azonban nincsenek. (az elektromos ingerlés és hippocampális EEG változásaival kapcsolatos tények kimerítőbb tárgyalására a hypothalamusszal foglalkozó fejezetekben még visszatérünk.

Adey ragaszkodása az orientációs és a megközelítő válasz elhatárolásához kétségkívül némi alátámasztást nyer az orientáció klasszikus definiálásban. Nyilván ezért tekintette fontosnak a bevezetőben **Konorski** (1948) definícióját is idézni, amely szerint az orientáció legsajátosabb jellemzői az ingerre irányított adverzív szem és fejmozgások. Ez kétségtelen, az orientáció azonban azzal még nem válik megorientációvá, ha az állat ezenkívül még is közelíti és tüzetesen megvizsgálja az ingert. Mellesleg **Pavlov** (1927) ugyancsak idézett definíciója határozottabban utal erre is. (**Adey** mentségére szól természetesen az, hogy ő a cél megközelítésében nem a CS-re irányuló tevékenységet, hanem legfeljebb a Cs által irányított sajátos célválaszt lát. A két válasz differenciálására gyakorlatilag nem is volt lehetőség amiatt a már említett egyszerű ok miatt, hogy a Cs és az etető térben együtt voltak. Másrészt az uralkodó instrumentális koncepciók semmi olyat nem állítanak, aminek kapcsán az a feltételezés, hogy az állat az ingerre és nem a célra reagál, felmerülhetett volna. Harmadsorban **Adey** kísérleteiben, talán ismét az instrumentális koncepciók befolyása miatt, a CS szerepe más, mint a mi kísérleteinkben. A CS-t (a releváns etetőt jelző fényingert) nem a kísérletező „kényszeríti” rá az állatra, hanem az állatnak magának kell észrevennie. Emiatt **Adey**nek sem oka, sem módja nincs arra, hogy a regisztrált elektromos változásokat, mint a CS-el szigorú idői kapcsolatban álló (time-locked) változásokat elemezze. Saját kísérleteinkben a cél megközelítését a CS indítja el. **Adey** szituációjában a starthely ajtajának kinyitása. Ez az utóbbi azonban mint optikai inger, objektíven igen nehezen kontrollálható. Többek közt azért is, mert az állat a starthelyen szabadon mozoghat és az ajtó kinyitása nem szükségszerűen esik egybe a kinyitás észrevételével. A figyelmeztető hanginger ugyan ezt jelzi, de ebben az esetben egy, a megközelítő válasz elé vagy fölé rétegezett újabb tanulás folyamatáról van szó. Ez beláthatatlanul komplikálja a képet.

Összefoglalóan **Radulovácki** és **Adey** azon álláspontja, hogy a 4-5 c/sec-os és a 6 c/sec-os theta az orientáció illetve a diszkriminált megközelítő válasz specifikus korrelátumai, a felsorolt indokok miatt nem meggyőző. Ismételten nem kényszerülünk

tehát saját álláspontunk feladására, viszont utóbbit mi magunk is csak akkor tekintjük mások számára is meggyőzőnek, ha a megközelítő válasz orientációs jellegét bizonyítani tudjuk.

Információ tranzakció

Az a feltételezés, hogy a hippocampus olyan agyi szerv, amelyben információ tranzakciók folynak, önmagában további minősítések nélküli semmitmondó, hiszen nincs olyan agyi szerv, amelyben ne folyna információ tranzakció. Ez a megjegyzés nem **Adey**t hivatott elmarasztalni, mert ő az információ tranzakciók mögött a konszolidációval és tárolással kapcsolatos folyamatokat lát, de az irodalom gyakran ilyen minősítés nélkül specifikus és önálló hipotézisként tartja számon ezt az állítást.

Ha specifikálni akarjuk, hogy milyen információ tranzakcióról lehet szó, akkor elvben vagy az intrahippocampális elemi mechanizmusokra kell hivatkoznunk vagy arra a funkcióra, aminek ez a mechanizmus a szolgálatában áll. Mivel az utóbbi az előbbi megközelítésének értelmes feltétele, előbb mindenképpen azt a funkciót lenne tanácsos definiálnunk, amelynek érdekében az információ tranzakció történik. A theta ritmus funkcionális jelentőségével kapcsolatos hipotéziseknek tulajdonképpen az a célja, de mint láttuk, általánosan akceptálható konklúzió egyelőre nem formulázható. Lássuk tehát, hogy mit nyújthatnak a hippocampus elemibb sajátásaival kapcsolatos megfontolások.

Biztosan tudjuk, hogy a hippocampusba jutó információnak két fő forrása van. Egyik az entorhinális régióon keresztül érkező corticalis eredetű, a másik a fornix és septális régióon keresztül érkező subcorticalis eredetű információ. Számos spekulatív kísérlet történt a különböző forrásokból érkező információ integrációjának magyarázatára. Ezek közül egyik legérdekesebb **McLardy**-é (1959), aki a CA3 és CA1 mezőknek, szerkezeti és innervációs sajátásaik figyelembevételével, intenzitás-grádienseket, illetve komplex temporalis mintázatot detektáló és kódoló funkciókat tulajdonít. Ezeknek és hasonló (**Kilmer és McLardy**, 1971) szerkezeti és műszaki-funkcionális analógiákra épülő, egyébként vonzó feltételezéseknek a hitelét erősen csökkenti egyrészt az a tény, hogy csak bizonytalan és igen általános elképzeléseink vannak arról, hogy milyen minőségű impulzusok érkeznek a hippocampusba a

különböző afferens csatornákon, másrészt bizonytalan a hippocampus belső szerkezetéről alkotott képünk is. Csak a közelmúltban derült ki elektrofiziológiai elemzések kapcsán (**Andersen, Bland és Dudar**, 1973), hogy a hippocamális outputot illető, klasszikus anatómiai tényekre épített kép (**Cajal**, 1911; **Lorente de No**, 1934) nem áll helyt.

A theta aktivitás funkcionális jelentőségének és az ezzel kapcsolatos információ tranzakció mechanizmusainak megértésében nélkülözhetetlen lenne a theta hullám genezisének ismerete. Ezt illetően azonban mindeddig nincs egyetlen meggyőző hipotézisünk sem. A korábbi vizsgálatok (lásd **Green**, 1964 összefoglalóját) egységtevékenységre alapozott korrelációk alapján elsősorban a piramissejtek dendritikus izgalmi folyamataival hozták kapcsolatba. Később, főként intracelluláris vizsgálatok (**Andersen, Eccles és Lyning**, 1964; **Fujita és Sato**, 1964; **Spencer és Kandel**, 1961) Intenzív postsynapticus gátlási folyamatokra és ezek esetleges szerepére irányították a figyelmet. Elképzelhető emellett az is, hogy a theta hullámok genezisében egyáltalán nem postsynapticus potenciálok játszanak szerepet (**Adey**, 1970). Saját hipotézisünk szempontjából, (mely szerint a lassú theta aktivitás a hippocampus inaktív állapotát jelzi) figyelemre méltó az az újabban tett, meglepő intracelluláris felfedezés (**Grantyn és Grantyn**, 1972.), hogy a mesencephalis tegmentumban végzett ingerlések primeren és relatíve rövid latenciával hyperpolarizációs postsynapticus potenciálokat, tehát gátló effektust váltanak ki a hippocampális pyramissejtek többségéből

A következő meggondolások miatt tulajdonítunk potenciálisan nagy jelentőséget az utóbbi leletnek. Szerzők a primer hyperpolarizációs választ a mesencephalon olyan területéből váltottak ki, amellyel a hippocampusnak már nincsenek direkt axonális kapcsolatai. Ebből következően hyperpolarizációs effektus nem a pyramissejtek antidrom ingerlésével kiváltott közvetett hatás. A hypothalamus, septum vagy intrahippocampális régiók ingerlésekor a hyperpolarizáció az esetek többségében szekunder hatásként, a pyramissejtek recurrens axonkollaterálisai által működésbe hozott kosársejtek működésének hatására jelentkeznek. Mivel az idézett kísérletben a hyperpolarizáció rövidebb latenciával jelentkezik, mint a depolarizációs effektusok, komolyan felmerül annak lehetősége, hogy az ingerelt agytörzsi terület és

más subcorticalis struktúrák is közvetlenül a hippocampalis gátló elemeket innerválják, tehát primeren gátolják a hippocampus aktivitását. Ha ez a primer hyperpolarizáció szerepet játszik a theta hullám genezisében, akkor utóbbi valóban a hippocampus gátolt állapotát jelezné, tehát igazolódna a mi indirekt evidenciánkra épített feltételezésük. A hyperpolarizációs postsynaptikus potenciálok és a theta közti összefüggés azonban egyelőre bizonyításra vár.

A **Grantyn** és **Grantyn** által leírt jelenség, formálisan, ahogy ők is feltételezik, feed-forward típusú gátlásnak, tehát szabályozási mechanizmusnak imponál. Ha a subcorticalis struktúrákból érkező impulzusok motivációs jellegűek, azaz a szervezet fiziológiai állandóit illetően, az entorhinalis régióból érkező impulzusok pedig a környezet változásait illetően szolgáltatnak információt, akkor a hippocampusban folyó információ tranzakció lényege a szervezet organizmikus állapotának környezeti változásokkal való egybevetése, és talán rögzítése. Ha a hippocampális funkciót ebben a speciális értelemben hozzuk kapcsolatba az információ-tranzakció fogalmával, és úgy véljük, hogy lényegében **Adey** is erre gondol, akkor ez számunkra is elfogadható. Ez az értelmezés azonban mind morfológiai, mind funkcionális bázisát tekintve bizonytalan és túlságosan általános is ahhoz, hogy megnyugtatónak és végsőnek tekintsük. Az orientációs hipotézist az a feltételezés, hogy a hippocampusban a környezeti és motivációs információk tranzakciója folyik sem érvénytelenné, sem feleslegessé nem teszi. Az információk szelektív felvételének az orientáció nélkülözhetetlen feltétele.

Memória konszolidáció és információtárolás

Az a feltételezés, hogy a hippocampusnak a memória konszolidáció és az információtárolás mechanizmusaiban speciális szerepe lehet az evidenciák három csoportjára támaszkodhat. Az első és legrégebbi az emberi hippocampust, illetve a corpora mammilláriákat érintő patológiai folyamatok (**Korsakow** syndroma; **Gammer**, 1928; **Benedek** és **Juba**, 1940; **Környey** és **Saethre**, 1937; **Günthal**, 1939; **Ule**, 1951) és sebészeti beavatkozások következményeként jelentkező tanulási, megjegyzési zavarok (**Scoville** és **Milner**, 1957; **Penfield** és **Milner**, 1958; **Milner**, 1966). A második forrás az elektromos aktivitásnak azok a tanulás során észlelhető

flexibilis változásai, amelyekre eddig is hivatkoztunk. A harmadik a hippocampus kísérleti destrukcióját követő jelenségek.

Az első evidencia csoporttal ezúttal nem kívánunk foglalkozni, mert nehéz lenne közvetlen kapcsolatba hozni őket az eddig tárgyalt fiziológiai tényekkel. Ami az elektromos evidenciákat illeti, saját tapasztalatunk óvatosságára int azt illetően, hogy az elektromos kép tanulás során mutakozó flexibilis változásai szükségszerűen bizonyítják-e a hippocampus aktív szerepét azokban a folyamatokban, amelyekkel korrelálnak. Lehetséges, hogy a hippocampus bizonyos változásokat csak tükröz. A hippocampus aktív szerepét csak az valószínűsíteni, ha a kérdéses elektromos kísérőjelenségek megszüntetését a konszolidáció és tárolás zavarai, vagy megszűnése követnék. Az ennek ellenőrzésére szánt kísérletek (**Adey és Dunlop, 1960; Adey, Bell, és Dennis, 1962**), amelyekben a theta ritmus szuppresszióját LSD-25 és cyclohexamine drogokkal érték el, megerősíteni látszik a várakozást. Bennett, Nunn és Inman (1971), akik ugyancsak ellenőrizték **Adey** feltételezését, ezzel szemben azt találták, hogy olyan scopolaminhydrobromid dózisok, amelyek teljes theta blockot okoztak, nem jártak az **Adey** csoport által alkalmazott diszkriminatív tanult magatartás komolyabb romlásával. Az **Adey** által prezentált evidenciát először **Douglas** (1967) vonta kétségbe azon az alapon, hogy a léziós irodalom tanúsága szerint az általa alkalmazott tanulási tesztekhez nincs szükség a hippocampus részvételére. Ezt a kritikai megállapítást viszont más léziós adatokra való hivatkozással (**Niki, 1962; Karmos és Grastyán, 1962**) **Benett** (1969; 1969b) vonta kétségbe. Ahhoz, hogy e kritikus jelentőségű vitában állást tudjunk foglalni, röviden szemügyre kell vennünk a léziós irodalom főbb tényeit és konklúzióit...

A hippocampus lézióját követő tünetek értékelésében, ha nem is általánosan, de dominálónan elfogadott nézet az, hogy a következményeket bizonyos gátlási folyamatok hiánya okozza, következésképpen a hippocampus funkciója egészét tekintve gátló agyi rendszer (**Douglas, 1967; Kimble, 1968, 1969.**) Ezt a gondolatot, a korábban már idézett hippocampalis ingerléses adatainkra alapozva, először határozottan talán mi magunk juttattuk kifejezésre. Általános jelentőségét tekintve a hippocampust egy negatív feed-back kör közti kapcsoló-elemeként értelmeztük, amely az agytörzsi aktivációs rendszerek működését hivatott kontrollálni. E feltételezés jó

összhangban volt azzal az elektrofiziológiai ténnyel is, hogy a hippocampus ingerlése gátolja az agytörzsből ascendáló impulzusok terjedését (**Adey, Segundo és Livingston**, 1957). Konkrétebben a hippocampus ingerlés magatartási hatásaiból következően, a gátlás célpontját az orientációs tevékenységben láttuk. Ez a feltételezés szolgált alapul arra, hogy a theta aktivitásban, mint az orientációs válasz kísérőjelenségében a hippocampus gátolt vagy nyugalmi állapotát lássuk. A gátlási hipotézist azonban már első megfogalmazásakor is csupán tentatív javaslatnak vagy munkahipotézisnek tekintettük. A hipotézis igazolását vagy esetleges további minősítését elsősorban léziós kísérletektől vártuk. E kísérleteknek azt a fent említett konklúzióját, hogy a lézió tüneteinek gátlás hiány felelős, ugyan a hipotézis megerősítésének tekinthettük, de a léziós kísérletek olyan ellentmondó adatokat és interpretációkat is eredményeztek, amelyeknek a megoldása nélkül a gátlás közelebbi természete nem kvalifikálható. Vitás, hogy milyen tanulási folyamatban és milyen gátlási formák esetében nélkülözhetetlen a hippocampus. Egyesek szerint a hippocampus sértése hátráltatja szimultán diszkriminatív válaszok kiépülését, (**Niki**, 1962) mások szerint érintetlenül hagyja, és csak successzív diszkrimináció megtanulásakor jelentkezik zavar (**Kimble**, 1963).

Felmerülhet a kérdés, hogy mi az oka annak, hogy ilyen viszonylag egyszerű tanulási tesztek olyan egyszerű beavatkozással való befolyásolása, mint a lézió, miért okoz egyáltalán problémát és nézeteltéréseket. Ez a kérdés főként olyanokban merülhet fel, akiknek maguknak nincs gyakorlati tapasztalata a hippocampus sértésével és tesztelésével. A nézeteltéréseknek véleményünk szerint mindenekelőtt két technikai forrása van. Egyik az, hogy a hippocampust méretei és sajátos anatómiai elhelyezkedése miatt rendkívül nehéz totálisan és szelektíven eltávolítani. Az elektrolitikus technika alkalmatlan, mert ellenőrizhetetlen epilepsziás következményekkel jár, a sebészi (szívásos) eljárás pedig durva és soha nem teljes. Pillanatnyilag azt hisszük nincs szerző, aki azzal dicsekedhetne, hogy totális és más struktúrákat súlyosan nem sértő hippocampus ledált preparátumokkal kísérletezett.

A nézeteltérések másik technikai forrása az, hogy az ellenőrzés nem standardizált tanulási teszteken történik. Látni fogjuk, hogy a kísérleti szituáció jelentéktelennek látszó különbségei milyen jelentős teljesítmény változásokért

lehetnek felelősek. Tekintve, hogy a technikai bonyodalmak esetleges jelentősége csak személyes tapasztalat alapján mérlegelhető objektíven, alábbiakban saját léziós kísérleti tényeinkből fogunk kiindulni.

A hippocampus lézió következményei egyszerű, differenciált és többválasztásos késleltetett megközelítő válaszon

Az alább ismertetendő kísérleteket (**Karmos és Grastyán, 1962; Grastyán és Karmos, 1962**) 21 felnőtt macskán (14 hippocampus sértett, 3 kortikálisan sértett és 4 érintetlen kontroll) végeztük. A hippocampus kétoldali eltávolítása és műtéti ülésben, a gyrus ectosylvianus posterior területében történő behatolással, az oldalkamra megnyitása után szívással történt. A szövettani elemzés szerint a lézió minden esetben inkomplett volt és általában a ventrális hippocampusnak az amygdalával határos részei maradtak épen.

A táplálékkal megerősített diszkriminál megközelítő válaszok kiépítése egyenes futópályás, automatikus etetőszerkezettel ellátott apparátusban történt. A késleltetett, többválasztásos válaszok megtanításához négyzet alakú, három oldalán egymástól egyenlő távolságra felszerelt automatikus etetőszerkezettel ellátott apparátust használtunk. E ketrecet negyedik oldalán egy kívülről kezelhető függőajtó választott el egy kisebb méretű ketrectől, a késleltetési periódus alatt ebben tartottuk az állatokat. Mindegyik apparátusban hangszórókat helyeztünk el az etetőszerkezetek felett. A diszkriminatív hanginger (10/sec és 1/sec-os kopogó hang) azt jelezte, hogy mikor illetve melyik etetőben talált táplálékot az állat. Ezzel azonos kísérleti körülmények közt 14 állatnál elektrolitikus technikával végzett septum sértések hatását is megvizsgáltuk (**Czopf és Grastyán, 1963.**)

Spontán magatartás

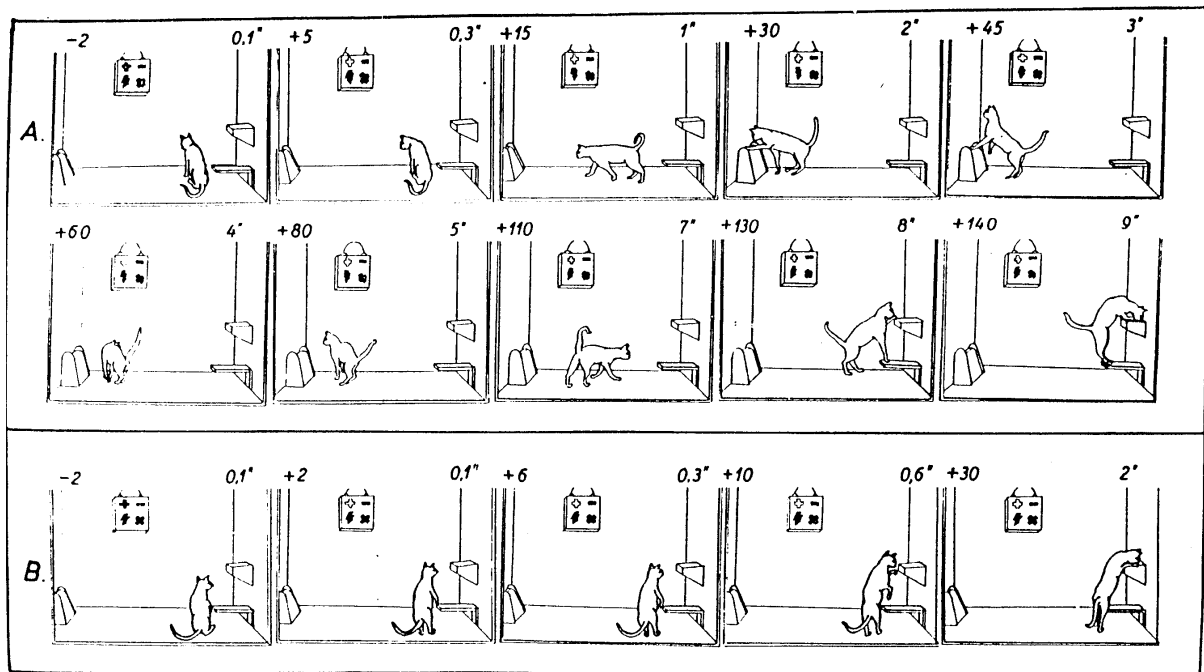
A hippocampus sértett állat spontán magatartása első pillantásra ugyan nem mutatott feltűnően abnormális tüneteket, de eltért a sértetlen állatokétól. A sértett állatok többsége feltűnően sokat mozog, némelyik folyamatosan és fáradhatatlanul jár. Mozgásaik azonban koordináltak, élénk tájékozódással reagálnak külső környezeti

ingerekre, hívásra, sőt talán élénkebben és kitartóbban is mint a sértetlen állat. Különös és nehezen értékelhető következménye a sértésnek, az állatok rendkívüli hajlandósága arra, hogy hozzádörgölöznek az útjukba kerülő tárgyakhoz. Sajnos e spontán magatartási tüneteket, amelyeket egyébként más specieseknél is megfigyeltük, kvantitatíve, nem értékeltük.

Az egyszerű megközelítő válasz

Az egyszerű diszkriminált megközelítő válasz kialakulása, szokásosan ellenőrzött paramétereit illetően nem mutatott eltérést a sértetlen állattól. A válasz igen korán, esetenként korábban jelentkezett, mint a normális állatnál (5-20 megerősített diszkriminált megközelítés). Jelentős különbséget két olyan sajátágban észleltünk, amelyeknek szisztematikus és kvantitatív értékelésére a kísérletek elvégzésekor nem fordítottunk annyi figyelmet, mint amennyit mai szempontjaink alapján megérdemeltek volna.

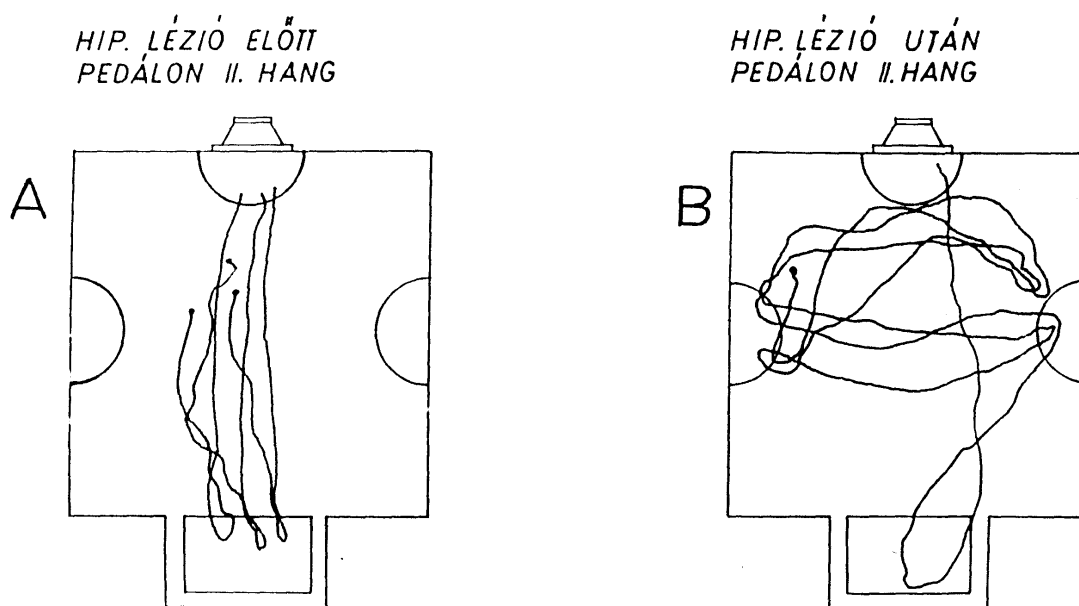
Az egyik lényeges eltérés a sértetlen állatokkal szemben az volt, hogy az interszignálos megközelítő reakciók a reflex kiépítése során mindvégig magasabb számmal jelentkeztek és véglegesen egyáltalán nem tűntek el. A másik eltérés az volt, hogy a megközelítő válasz latencia-idejének átlaga csak abban az esetben volt azonos az érintetlen állatokéval (1 sec) ha a diszkriminatív ingert akkor prezentáltuk, amikor az állat szemben állt az etetőszerkezettel, tehát feltehetően az utóbbi ingereink hatás alatt állt. Egyébként a válasz latenciája tág határok között változott. Ennek okát egyértelműen abban találtuk meg, hogy a hanginger a hangforrásra vagy az egész szituációra irányuló diffúz tájékozódó-exploratív viselkedést indukált. Különösen pregnánsan nyilvánult meg ez olyan esetekben, amikor a jelző ingert nem az etetőnél szolgáltattuk meg, hanem a vele szemben levő falnál elhelyezett hangszóróval. Ilyen alkalmakkor az állat, ahogy a 12. ábrán látható a hangforrást közelítette meg és az ekörül, majd a ketrecben végzett tartós tájékozódás után (melynek során többször is visszatért a hangszóróhoz) végül mintegy véletlenül talált rá a célra.



12. Ábra. Hippocampus sértett állat viselkedése olyan megközelítő szituációban, ahol a diszkriminatív ingerforrás (hangszóró, képek bal oldalán/térben elválasztott volt a megerősítés helyétől) etetőszerkezet, képek jobb oldalán.) A képekben látható számok az ingerek közlésétől számított időpontokat másodpercekben és a filmről kiválasztott képek számát mutatják. Magyarázatot lásd a szövegben.

Hasonló tendencia sértetlen állatnál is előfordul, de (ha a CS a kondicionálás alatt az etető közelében volt, mint ahogy ezekben a kísérletekben is (igen rövid idő után eltűnik. A hippocampus állatnál azonban ez a „hiperorientációs” tendencia permanensen megmarad.

Ez a hiperorientációs tendencia még határozottabban jelentkezik akkor, ha az állatnak a táplálékszerző választ több inger kontrollja alatt álló válasz-szekvenciával kell végrehajtania, és ha az irányító ingerek egyike nem esik egybe a jelzett mozgás céljával. Pregnánsan demonstrálja ezt az a kísérlet, amelyet laboratóriumunkban **Molnár** (1973), a később ismertetendő késleltetési kísérleti szituációban végzett. (13. ábra).



13. Ábra. Hippocampus sértett állat viselkedése két lépésben kiépített megközelítő válaszra. A nagyobb négyzettel jelzett (felülnézeti kép) tartózkodó állatnak egy az apparátus tetején alkalmazott hang-szignál hatására az ábra alsó részén látható kisebb ketrecet kell megközelítenie, ahol egy lapos pedál megérintésekor az első inger megszűnik és megszólal a vele szemben elhelyezett (félkörrel jelzett) etető melletti hangszóró. Utóbbi megközelítésekor táplálékot kap az állat. A ketrec két oldalán elhelyezett etetőkből soha nem kapott táplálékot az állat. A mozgás regisztrálása vörös háttérvilágításban, az állat fejére rögzített pontszerű fényforrás tartós expozícióval történő fényképezésével történt. További magyarázatot lásd a szövegben.

A feladat, amelyet két lépésben sajátít el az állat, lényegében az, hogy egy indifferens helyen közölt hanginger (CSI) hatására először a céllal szemben elhelyezett pedál kell megközelítenie és lenyomnia. A pedálnyomás kikapcsolja a CSI-et és egyidejűleg megszólaltatja a működő etető közelében elhelyezett CS2-t, amelyből táplálékot kap megközelítés után az állat. Az ép állatok e feladatot 2-3 kísérleti ülésben kifogástalanul megtanulják (13. ábra A.) A hippocampus sértett állat azonban permanens zavarokat mutat. A pedál megközelítését jelző ingerre (CSI) következetesen diffúz tájékozódó-exploratív viselkedés jelentkezik, melynek során az állat ismételten megközelíti azokat az etetőket is, ahol soha nem kapott enni. A pedál megközelítése véletlenszerűen jelentkezik az exploráció során. A pedálnyomáskor megszólaló szignál (CS2) viszont azonnal korrekt megközelítést indukál (13. ábra B.)

Mielőtt továbbmennénk, vonjunk le néhány kínálkozó és a jelenleg tárgyalt összefüggésben fontosnak látszó következtetést. Mindenekelőtt azt állapíthatjuk meg, hogy a hippocampus súlyos sértése nem gyengíti, hanem mind a spontán, mind a tanult viselkedés tanúsága szerint inkább növeli az orientációs tendenciát. Ebből logikusan az következik, hogy az orientációs funkció nem a hippocampus produktuma. Következésképpen valószínűtlen az is, hogy a theta ritmus, mint az orientáció kísérőjelensége az **orientációért felelős izgalmi folyamatot reprezentáljon**. A második fontos következtetés az, hogy egyszerű, diszkriminált megközelítő válasz megtanulásában sem lehet a hippocampusnak jelentős szerepe, mert a válasz ugyanolyan gyorsan vagy talán még gyorsabban is jelentkezik, mint sértetlen állatnál. Ez a tény tehát látszólag ellentétben van **Adey**-nek a konszolidációt illető várakozásával. Megnyugtató és végleges konklúzióink azonban ezt, ha az észlelet abnormitásokat is komolyan vesszük, mégsem tekinthetjük. Kétségtelen, hogy nincs szükség a hippocampusra ahhoz, hogy egy eredetileg hatástalan inger megközelítő mozgásokat indukáljon. Bár generalizációs hatásokat szisztematikusan nem ellenőriztünk, azt azonban kétségtelenül megállapíthatjuk, hogy a diszkriminatív szignál a megerősítésekkel való társítások eredményeként vált hatásossá és hatása nem hasonlítható össze más, nem társított környezeti ingerek hatásosságával. Ez világosan azt bizonyítja, hogy nem egyszerűen szenzitizációról vagy pszeudokondicionálásról van szó. A diszkriminatív inger tehát tanulás eredményeként válik ilyenné, és mint ahogy neve is utal rá, diszkriminációs processus eredményeként válik ilyenné. A diszkriminatív kondicionálás célja az, hogy az állat csak a szignál prezentálásakor végezze el a megközelítő választ. A diszkriminatív kondicionálás sikerességének kritériuma tehát az is, hogy az interszignálos válaszok száma szignifikánsan csökkenjen, illetve hogy megszűnjön. A diszkrimináció lényege az, hogy az állat a szignált mint önálló ingert elkülöníti a környezet egyéb ingereitől, vagy a környezet egészétől. Nyugodtan mondhatjuk tehát, hogy a legegyszerűbb tanult válasz is feltételez differenciáló készséget is. Az interszignálos reakciók perzisztálásának tényéből tehát azt kell megállapítanunk, hogy a hippocampus állatok differenciáló készsége sérült. A kísérlet valójában az demonstrálja, hogy a hippocampus állat a legegyszerűbb diszkriminatív megközelítő választ sem képes hibátlanul megtanulni.

Sajnos ez a szempont annakidején nem volt annyira határozott és fontos, hogy a tanulás kritériumát az interszignálos válaszok számának következetes, kvantitatív értékelésével is ellenőriztük illetve szigorítottuk volna. A különbség mindenesetre annyira feltűnő volt, hogy az érv szempontjából a tény egyszerű megállapítása is kielégítő.

Fontosnak tartjuk leszögezni, hogy e meggondolások alapján az általunk alkalmazott módszer, a diszkriminatív szignál használata, minimális zavarokat illetően, lényegesen érzékenyebb módszernek tűnik, mint a hasonló célokra használt konvencionális tesztek. Például szimultán diszkrimináció és folyamatos megerősítés alkalmazásakor, az állatoknak ugyan differenciálniuk is kell a környezet cue-i között, de a tanulás mértékét csak a hibás válaszok száma érzékelteti, a magatartás idői paraméterei, pl. a válaszok latenciája vagy frekvenciája nem. Ez a teszt az irodalmi tények szerint, sajátunkkal ellentétben, nem fed fel zavart a hippocampus állatnál. Felmerül ennek kapcsán az az érdekes elvi kérdés, amelyre komolyabban majd a kondicionált orientációs válasz tényeinek ismertetésekor fogunk figyelmet szentelni, hogy van-e a tanulásnak olyan primitív vagy minimális foka, amely egyáltalán ne igényelne diszkriminációt. Végző elemzésben, szükségszerűen ahhoz a következtetéshez jutunk, hogy nincs. A tanulás fogalmától, bármely tanulási formáról legyen is szó, elválaszthatatlan a szelektivitás fogalma. Amikor egy eredetileg hatástalan ingerre adott válaszok száma szignifikánsan nő ebben szükségszerűen az jut kifejezésre, hogy az organizmus ezt az ingert más ingerek rovására előnyben részesíti. Ha tehát minden tanult válasz egyúttal diszkriminált válasz is, akkor az ismertetett tények azt sejtetik, hogy a hippocampusnak a legprimitíve tanult válaszban is van szerepe, csak megfelelően érzékeny indikátort igényel a zavar kimutatása. Saját tesztünk ebből a szempontból mutatkozik érzékenyebbnek, mint más tesztek, de bizonyára ez sem optimális még. Az elmondottakból következően abban a tényben, hogy a hippocampus sértett állatnál esetleg gyorsabban jelentkezik a tanult megközelítő válasz, mint intakt állatnál (ugyanazt a jelenséget a septum léziójánál is megfigyeltük) nem egy speciális és kezdetleges tanulási készség javaslat, hanem tulajdonképpen a diszkriminációs készség romlását kell látnunk. Mindennapos pszichológiával azt mondanánk, hogy az állat meggondolatlanul válaszol.

Mivel a diszkrimináció szükségszerűen elképzelhetetlen gátlás nélkül, a diszkrimináció romlását keresve arra kell következtetnünk, hogy a hippocampus a feltételezések zömével egybehangzóan valóban gátlási mechanizmust reprezentál.

A posztulált gátlás azonban a fenti gondolatmenetnek megfelelően nem a motivációs-aktivációs funkciót kontrolláló generalizált gátlás, hanem diszkriminatív folyamat. Egy olyan diszkriminált gátlási folyamat, amely azt segíti elő, hogy meghatározott környezeti ingerek meghatározott irányú cselekvéssel kerülhessenek kapcsolatba. Alternatív fogalmazásban e gátlás lehet felelős azért, hogy milyen ingerekre ne reagáljon az organizmus. Ahogy alább látni fogjuk a differenciálási folyamat kapcsán észlelt tények támogatják ezt a konklúziót.

Az a megfigyelés, hogy a korrekt célválaszok latenciáinak ingadozását a CS-re és a környezetre irányuló orientációs-exploratív reakciók okozzák, első pillanatra egy, az előbbi gondolatmenettől eltérő interpretációt sugallna. A magyarázat az lenne, hogy a hippocampus állat extrémén érzékenyvé válik minden ingerre, tehát a zavart a figyelem abnormális terhelhetősége okozza. Végző elemzésben azonban ez a jelenség is diszkriminatív gátlás hiányára utal. A figyelem akkor terelhető, ha a figyelt ingerrel konkurráló ingerek hatása nem gátlódik.

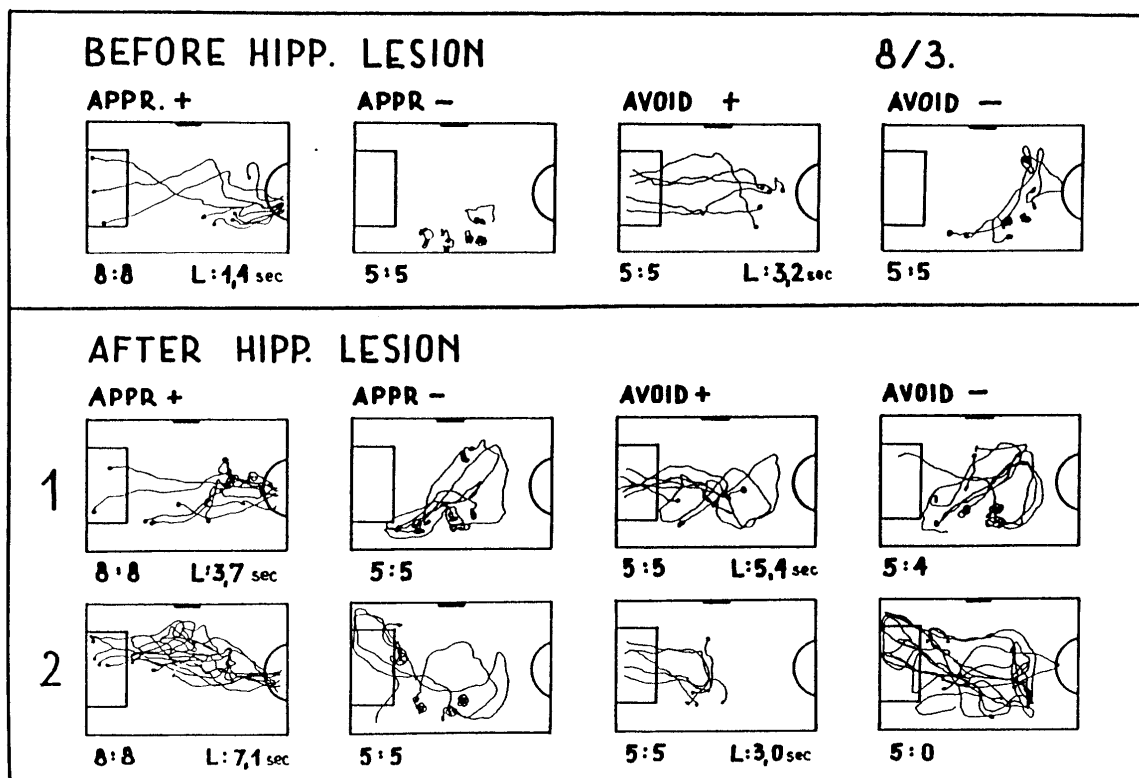
Összefoglalóan, léziós tényeink első csoportja nem támasztja alá meggyőzően azt a megállapítást, hogy egyszerű diszkriminált megközelítő válasz megtanulásában nincs szükség a hippocampusra. Ezért a memoria-konszolidációs hipotézist egyelőre nincs alapos okunk elutasítani.

A differenciálási (go-no-go) procedura

Annakidején némi meglepetést okozott az a lelet hogy hippocampus sértett állataink a differenciálás elsajátításakor nem mutattak lényeges eltérést a sértetlen állatoktól. A differenciálás alatt az interszignálos válaszok száma is tovább csökkent, tehát a sértett állatok teljesítménye tulajdonképpen a kísérletnek ebben a stádiumában közelítette meg szigorúbb kritériumok alapján is legjobban az ép állatokét. E megállapítást hasonló feltételek mellett végzett újabb vizsgálatok is megerősítik. (Mering, Mukhin, Pigareva, 1972.)

Mai szempontjaink alapján az alábbi indokok miatt tartjuk e leleteket kevésbé meglepőnek. Bár a differenciáló inger bevezetése, mint a szituáció további komplikálása várhatóan fokozottan veszi igénybe az állat differenciáló készségét vagy figyelmét, elképzelhető, hogy éppen ennek a fordítottjáról van szó. A kísérletben az állatnak a „környezet egészét plusz a CS-t” mint pozitív ingerkomplexust kell elkülönítenie a „környezet-mínusz CS-tól” mint tiltó ingertől. Ez a differenciálás, amely a kísérletező számára egyszerűnek látszik, az állat számára valószínűleg kevésbé egyszerű, mert a környezet egyetlen ingermodalitásának jelentéktelen változásához kötött. A negatív inger bevezetése tulajdonképpen olyan változásként is felfogható, amely ugyanezen ingermodalitáson belül növeli a kontraszthatást, tehát fokozottabban kiemeli a pozitív inger jelentőségét és szelektív észlelhetőségét.

A másik indok, ami arra késztet, hogy ne vonjunk le a differenciálós kísérlet tényei alapján túlzott negatív következtetést a hipocampus szerepét illetően az, hogy a differenciálási feladat (1/sec verusz 10/sec-os kopogó hang) az ép állatnál szerzett tapasztalataink szerint nem volt nehéz feladat és ebben a vizsgálatban nem tettünk kísérletet a differenciálási készség határainak megállapítására. Nyitott kérdés tehát, hogy a differenciálási teljesítmény foka mennyiben függ össze a hippocampális funkcióval. Hogy valamilyen szerepe van a hippocampusnak a differenciálási gátlási funkcióban, azt egyértelműen egy később kísérletsorozatunk fedte fel. E kísérletben a hippocampus sértését az ép állatnál, előzetesen és egyidejűleg kiépített differenciált megközelítő és elhárító válaszokon vizsgáltuk. (**Karmos, Grastyán, Losonczy, Vereczkey, és Grósz, 1965.**) A lézió a pozitív szignál által kiváltott megközelítő és elhárító válaszokat – a latencia idők meghosszabbodásán kívül – nem befolyásolta lényegesen. Markáns különbség mutatkozott azonban a negatív szignálok hatásában. A megfigyeléseket a 14. ábra foglalja össze.



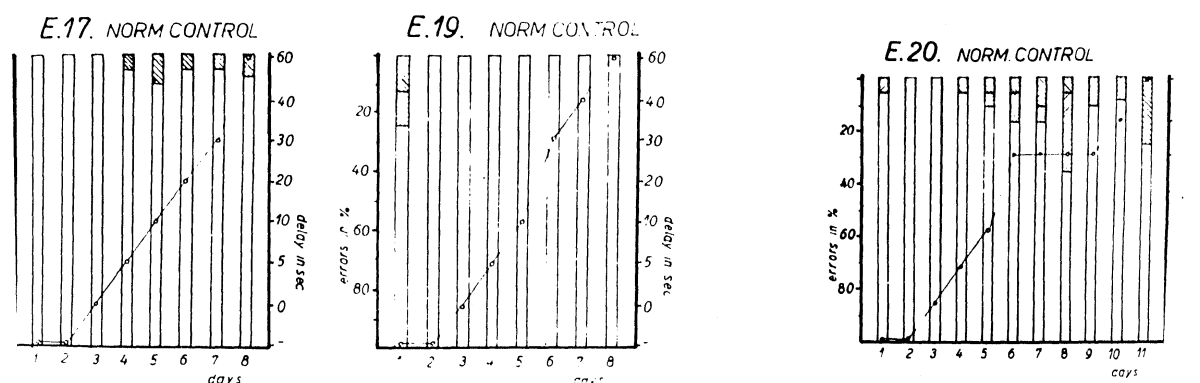
14. Ábra. Hippocampus sértett állat viselkedése kettős, megközelítő és elhárító kondicionáló szituációban. Az automatikus etetőszerkezeteket a képek jobb oldalán félkör, a menekülő helyként szolgáló emelt és visszahúzzható padkát pedig téglalap jelzi a képek bal oldalán. A mozgás regisztrálása a 13. ábránál leírt módszerrel történt. Felső képsor: lézió előtti kontrol; alsó képsorok a léziót követően végzett első és második kísérleti ülések során regisztrált válaszok. A képek alatti számok a korrekt és inkorrekt válaszok arányát, illetve a válaszok latenciaidejének átlagát mutatják.

Lézió előtt a megközelítő válasz negatív (no go) szignáljának prezentálása alatt gyakorlatilag mozdulatlan maradt az állat, az elhárító válasz negatív szignáljának hatására pedig mérsékelt mozgás jelentkezett. Lézió után mindkét szignál, de különösen kifejezetten az elhárító negatív inger diffúz, tartós, kaotikus, exploratív-lokomociót indukált. Későbbi kísérleti ülések alatt ez a tendencia ugyan jelentősen csökkent, véglegesen azonban nem tűnt el.

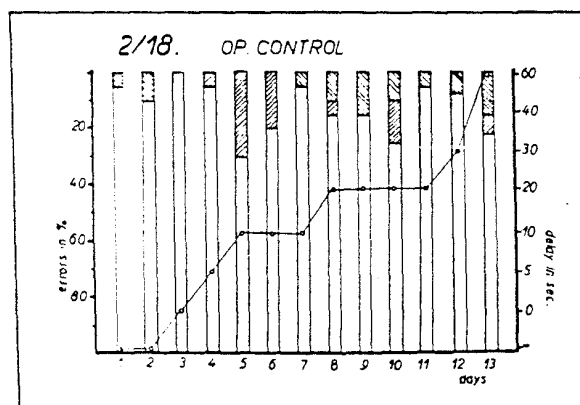
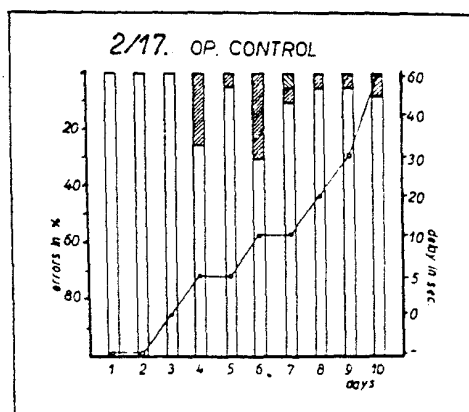
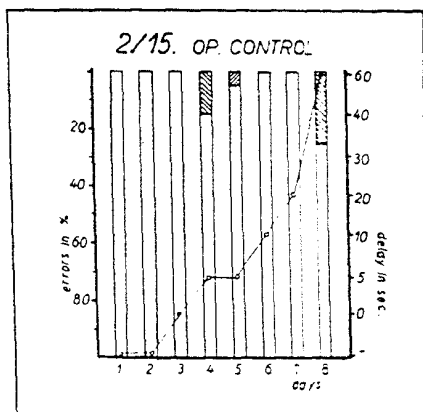
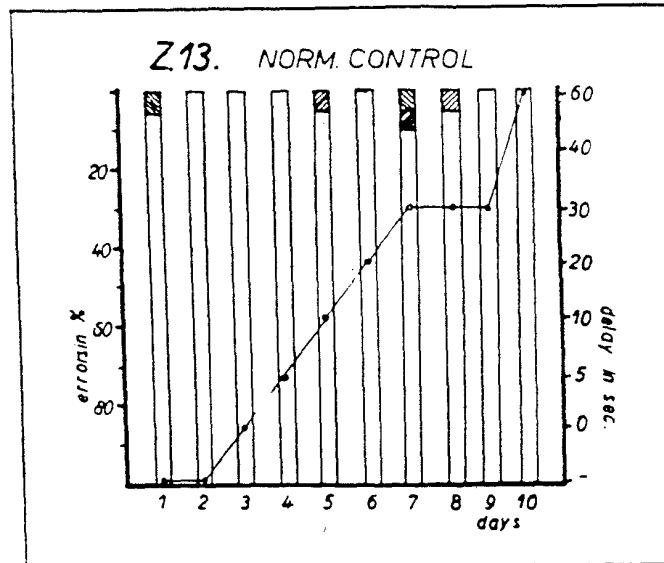
A késleltetett többválasztásos válasz

Hogy az előző fejezetekben saját kísérleteink kihasználatlan lehetőségeire kellett többször is felhívunk a figyelmet, az tulajdonképpen annak következménye is volt, hogy késleltetés kísérleti paradigma már első tájékozódó kísérleteink során is olyan látványos eltéréseket fedet fel a sértett és ép állatok teljesítményében, hogy az egyszerűbb teszteknek eleve nem tulajdonítottunk jelentőséget. Ma már világosan látjuk, hogy ez indokolatlan volt, mert a két kísérlet típus a hippocampus szerepét nem ugyanabból az aspektusból tükrözi.

A késleltetett válasz kidolgozása fokozatosan (5 illetve 10 secundos lépésekben) történt, újabb késleltetést mindig csak 90%-os korrekt teljesítmény elérését követően vezettünk be. Ahogy a 15. 16. ábra mutatja a sértetlen és operált kontroll állatok a 60 másodperces korrekt teljesítményt átlagban 10 nap alatt érték el.



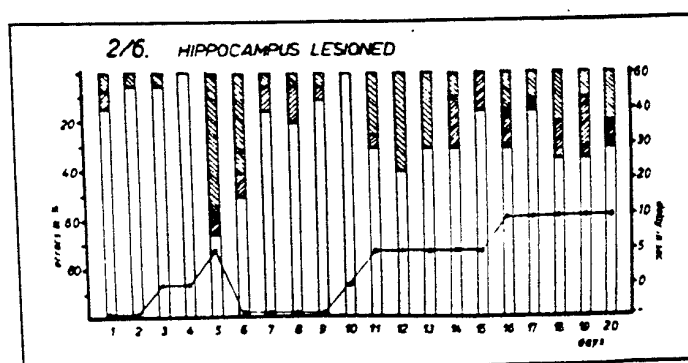
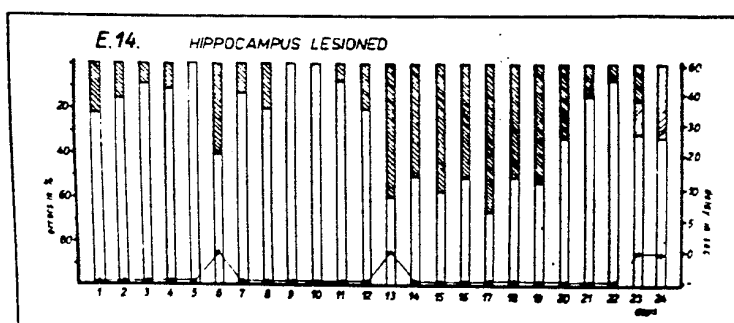
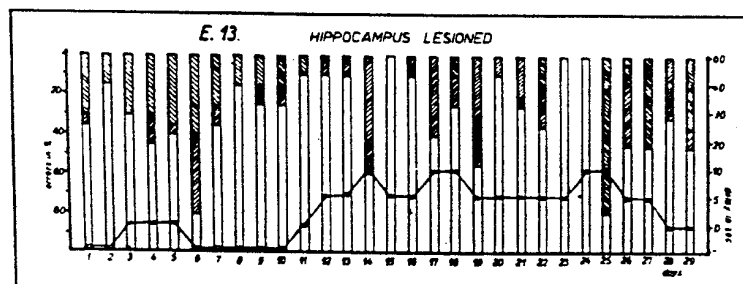
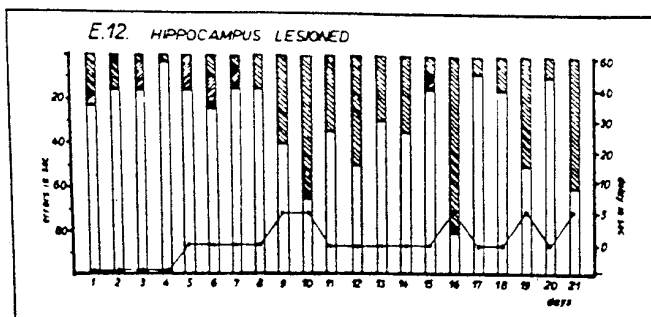
15. Ábra. Normális macskák teljesítménye a 13. ábrán bemutatott szituációban, késleltetési válasz kialakulása során. A jobb oldali ordináta a késleltetést mutatja, az aktuális késleltetést a teljesítménygörbén látható pont jelzi. A bal oldali ordináta a teljesítmény százalékát mutatja, az aktuális hibákat az oszlopok sávosított részei jelzik. Abscissán a kísérleti napok száma.



16. ábra. Egy normális és három neo-cortex sértett kontrol állat teljesítmény-görbéi. Jelzések azonosak a 15. ábrával.

(Az inkorrekt válaszok számát a függőleges oszlopok sátrózott területe jelzi.) A sértett állatokkal szembeni eltérés nagyságának érzékeltetése érdekében megjegyezzük, hogy ép állatoknál esetenként 300 másodperces késleltetésnél és olyankor is észleltünk korrekt válaszokat, ha az állatot a várakozási periódusban kivettük a kísérleti szituációból és a szomszédos laboratóriumban tartottuk. A korrekt teljesítményt teljesítő állatok viselkedésének stratégiája több egyedi változatot mutatott. Egyes állatok a késleltetés egész ideje alatt az inger által jelzett etetőre összpontosított figyelemmel mozdulatlanul ültek vagy feküdtek, minden izgalomra utaló szomatikus jel nélkül. Más állatoknál konzummatív, többnyire testápolási aktusok töltötték ki a várakozási időt, ismét mások periódusonként körbejárták az elkülönítő ketrecben, anélkül hogy mindez befolyásolta volna a korrekt választ.

A hippocampus sértett állatok a kísérlet első, késleltetés nélküli stádiumában (amikor a releváns etetőt jelző inger a megközelítés alatt is hat) semmi eltérést nem mutattak az ép és operált kontrolloktól. Ezzel szemben, ahogy a 17. ábra mutatja késleltetéssel 20 illetve 29 napos training után is csak 5 másodperces értékig tudtunk eljutni és ilyenkor is csak 50 és 70%-os hibateljesítménnyel.



17. Ábra. Négy bilaterálisan hippocampus sértett állat teljesítménygörbéi többválasztásos késleltetéses szituációban. Figyelemreméltó, hogy a legjobb teljesítmény (E. 13) sem haladja meg a 10 secundumot. Jelzések azonosak a 15. ábrával.

Határozottan megállapíthattuk tehát, hogy a hippocampus sértett állat minimális késleltetés esetén sem képes korrekt megközelítő válaszokkal reagálni.

A sértett állatoknak a késleltetési periódus alatt megfigyelt magatartása jelentősen eltért az ép állatokétól. A CS hatására kivétel nélkül mindegyik állat rendkívül izgatottá vált. Körbe szaladgáltak, ismételten megkísérelték a kitörést az elkülönítő ketrecből, és ez a tendencia a következetes sikertelenség ellenére sem csökkent. Az ajtó kinyitásakor azonnal ahhoz az etetőhöz rohantak, amelyik éppen látóterükbe esett.

A késleltetési szituációban észlelt súlyos tanulási zavar legkézenfekvőbb magyarázata a CS által keltett extrém általános izgalmi állapot lenne. Lehet, hogy ez is interferál a korrekt teljesítménnyel, de felmerül a kérdés, hogy a CS által keltett izgalmi állapot vajon önálló motivációs-emocionális következménye-e a léziónak, vagy összefüggésben van a differenciálásnak azzal a zavarával, amelyre a korábbi kísérletek hívták fel a figyelmünket? Elképzelhető, hogy a CS éppen a differenciáló gátlási folyamatok hiánya miatt kelt diffúz izgalmi állapotot. Ha erről van is szó, a zavar ezúttal sokkal súlyosabb, semhogy ez a magyarázat kielégítő lenne. A magyarázatot nyilván abban kell keresnünk, amiben a késleltetési szituáció különbözik az egyszerű diszkriminatív szituációtól. A lényegi különbség az, hogy az állat a diszkriminatív választ egyik esetben a kritikus ingerek jelenlétében (CS + az etető, mint optikai inger) hajtja végre, a másik esetben viszont a totális ingerkomplexus egyik tagja (CS) hiányzik abban az időben, amikor az állat cselekvése megindul. Ahhoz, hogy a megfelelő etetőt ki tudja választani, az állatnak ki kell egészítenie az etetők optikai ingerét az aktuálisan prezentált diszkriminatív hangingerrel. Mindennapos kifejezéssel az állatnak ahhoz, hogy korrekten válaszoljon, emlékeznie kell arra, hogy melyik etetőt jelezte a hanginger. A késleltetési kísérleti paradigmát természetesen eleve és tudatosan ennek a memória tényezőnek az ellenőrzése miatt választottuk, elsősorban azon klinikai tapasztalatok alapján, amelyek a hippocampus szerepét már régebben is a rövid távú emlékezésben (recent memory) keresték. Az itt leírt kísérlet, amellet, hogy részben megerősíti ezt a nézetet, egészében arra is utal, hogy többről van szó. Az állat az egyszerű megközelítésnél

differentiálási zavart is elárul. Felismerési készsége, ha nem is kifogástalan, de van. Természetesen maga a felismerési készség (recognition) is tanult folyamat és feltételezi a memória minimális fokát. A késleltetés zavaaraiban tehát a kísérleti tanulsága szerint a differentiálási készség zavarait még a megtartó és felidéző készség (retention and recall) hiánya is fokozza. A két funkció tulajdonképpen kölcsönhatásait tekintve elválaszthatatlan is egymástól. A rossz differentiálókészség kevésbé differentiált motivációs izgalmi állapotot is jelent, ez pedig circulus viciózus-szerűen rontja a konszolidáció esélyeit. Az az újabb kísérlet, amely a hippocampus lézió zavarait a hipotézis magatartásában és frusztrációs hatásokban keresi (**Isaacson és Kimble**, 1972) első pillantásra rendkívül vonzó, mert a léziós tünetek szélesebb spektrumát fogja össze, de véleményünk szerint nem a zavar elsődleges okára, hanem legtipusosabb következményeire hárítja a magyarázatot. A hippocampus állat perszeverációs tendenciáinak egyaránt magyarázata a differentiálókészség inferioritása (amely elemi mechanizmusát tekintve talán a laterális gátlás mechanizmusán alapszik), ennek motivációs következményei (interszisztémás feedback gátlás hiánya) és végül az, hogy nem képes olyan tanult elemek revokálására, amelyek nélkülözhetetlen elemei lennének egy új magatartási hipotézisnek.

Összefoglalóan a hippocampus sértésének következményei véleményünk szerint megerősíti **Adeynek** a memória-konszolidációval, tárolással és revokálással kapcsolatos hipotéziseit. Hogy milyen elem mechanizmusokkal végzi a hippocampus e funkciókat, azt illetően pillanatnyilag csak többé-kevésbé plauzibilis hipotéziseink vannak (pl. a **McLardy**, 1959) által szerkezeti alapon posztulált késleltetési mechanizmusok.) Felderítésükhöz értékes útmutatást nyújthat a hippocampus elektromos tevékenysége is, amely viszont, ahogy fentebb már utaltunk rá, a változásoknak azzal a bonyolult szekvenciájával azonos, amelyek során a lassú theta ritmus desynchronizációba megy át.

Több-faktor álláspont (II)

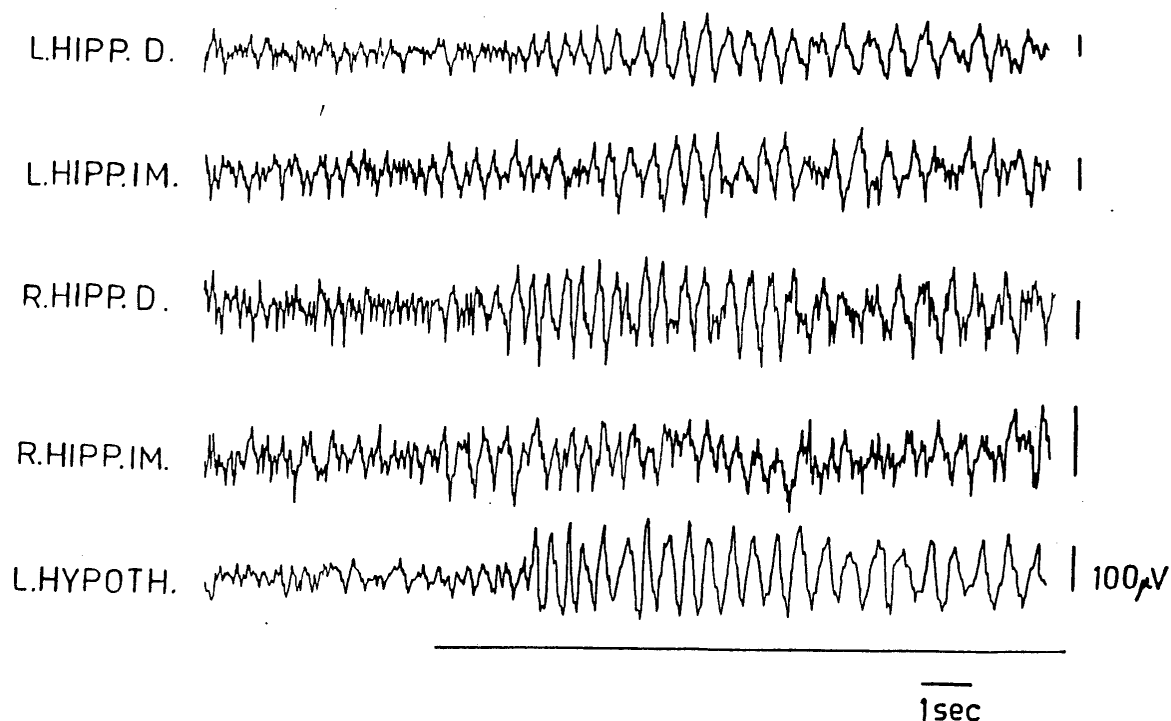
Általános éberség. Az aurosal és theta ritmus viszonyával korábban **Green és Arduini** (1954) álláspontjának vitatásakor röviden foglalkoztunk már. Akkor azzal

érveltük, hogy a hippocampális theta és a neocorticalis desynchronizáció reciprok megjelenése nem törvényszerű, tehát nem kellő alap annak feltételezésére, hogy a theta aktivitás az archicortex sajátos aktívációs mintája. **Radulovacki és Adey** (1965) arra a tényre alapozva állítják, hogy a lassú (4-5 c/sec) theta ritmus az általános éberségi szint indikátora, hogy már a kondicionálás megkezdése előtt is megfigyelhető a kísérleti szituációban. E tény kétségbevonására semmi okunk nincs, saját megfigyeléseink is megerősítik. Interpretációját azonban abban a formában, ahogy **Radulovacki és Adey** prezentálják, elfogadhatatlannak tartjuk. Mindenekelőtt az arousal funkciót szükségszerűen működési kontinuumnak kell tekintenünk, amely igen széles intenzitás tartományban jelentkezik, a legkülönbözőbb magatartási funkciókat egyaránt jellemzi és azoktól elválaszthatatlan. **Radulovacki és Adey** gyakorlatilag (és implicite) ugyanezt állapítják meg amikor ugyanebben a körülményben a 4-5 c/sec-os theta ritmust egyúttal az orientációs válasszal is kapcsolatba hozzák. Ennél fontosabb azonban a következő szempont. Mi a theta aktivitás és az orientációs válasz közti korrelatív viszonyt általunk kontrollált ingerekre adott magatartási válaszok alapján állapítottuk meg. „Spontán” orientációs választ azonban számos olyan környezeti inger is indukálhat, amelyet a kísérletező nem tart kézben, illetve amelyeknek a létezéséről valószínűleg nem is tud. Nagyobb valószínűséggel állíthatjuk, tehát, hogy a kondicionálás előtt megfigyelt theta aktivitás ilyen kontrollálatlan környezeti ingerek hatására jelentkezik, mint az, hogy ilyen hatások nincsenek, tehát a theta jelentkezése csak egy minőségileg definiálhatatlan általános éberségi szint indikátora. **Adey** egyik legkövetkezetesebb törekvése az, hogy a hippocampális theta aktivitás különböző frekvencia-sávjait minőségileg eltérő funkciókkal hozza kapcsolatba. Érthetetlen, hogy ez az elv, hogy hozható összefüggésbe azzal az állítással, hogy a lassú theta aktivitás az általános ébrenlétnek és az orientációs válasznak egyaránt kísérőjelensége. Saját álláspontunk számára, mely szerint a theta különböző frekvencia-sávjai az orientációs-exploratív-figyelmi funkció különböző intenzitásszintjeit jellemzi, természetesen ez az állítás nem jelent semmiféle ellentmondást.

A figyelem fókuszálása

A diszkriminatív megközelítő válasz kiépülése kapcsán a spektrum analízissel megállapított tények alapján **Elazar** és **Adey** (1967) olyan konklúzióra jutnak, amely tulajdonképpen ellentmondást jelent korábbi és ugyanitt kifejtett álláspontjukkal is. A megállapítás lényege az, hogy a megközelítés második etapjában, akkor amikor az állat mára korrektül kiválasztott etető ingereknek (sőt valószínűleg a tápláléknak) a hatása alatt áll, a hippocampális aktivitás deszinkronizált. **Elazar** és **Adey** ezt a változást a figyelem koncentrálásával hozzák összefüggésbe. Ezek szerint, korábbi állításunkkal ellentétében, a korrekt megközelítő választ nem theta aktivitás, hanem ahogy eredetileg mi állapítottuk meg, deszinkronizációs jellemzi. Ezt a diszkrepanciát azért hangsúlyozzuk, mert a theta és orientáció viszonyát illető megállapításunkat számos szerző **Adey**re hivatkozva azzal utasítja el, hogy a theta aktivitás a megközelítő válasszal korrelál. Amint látjuk ezt azt állítást most ebben a közleményben maga Adey teszi kétségessé. Tovább fokozza a diszkrepanciát az, hogy ugyanezt a deszinkronizációt **Elazar** és **Adey** továbbra is, mint a figyelem korrelátumát, **Yoshii**, **Shimikochi**, **Mayamoto** és **Ito** (1966) kutyaán tett megfigyelésével egyetértve, konzummatív aktusokkal is képesek korrelálni. Elképzelhető tehát, hogy ugyanazon elektromos minta minőségileg és mechanizmusukat tekintve ennyire divergens funkciókkal korreláljon? A deszinkronizált aktivitás és a konzummatív funkciók közti korrelációt a szerzők zöme, többek közt mi is számos esetben megerősíthetőnek találtuk. A problémát azonban a magunk részéről nem tekintjük még megoldottnak és lezárhatónak. Bizonyos hippocampális régiókból ugyanis, konzummatív aktusok alatt markáns, a delta-theta hullámsáv határán mozgó lassú hullámok is regisztrálhatók. **Ilyen lókuszok** eseteiben határozottan megállapítható az is, hogy az egységesnek tekintett theta hullám tulajdonképpen két eltérő polaritású és alakú komponensből tevődik össze. E komponensek a célra (vagy CS-re) irányuló figyelmi-megközelítő és a konzummatív fázisban izoláltan jelennek meg. E jelenség részletesebb ismertetésére később térünk vissza. A delta tartományba tartozó (2,5-3 c/sec) lassú aktivitást regisztráltunk, magatartási jeleiből ítélve élvezetet okozó simogatás alatt, macskánál egyébként

markáns theta aktivitást is mutató lókuszekből és a laterális hypothalamusból (18. ábra).



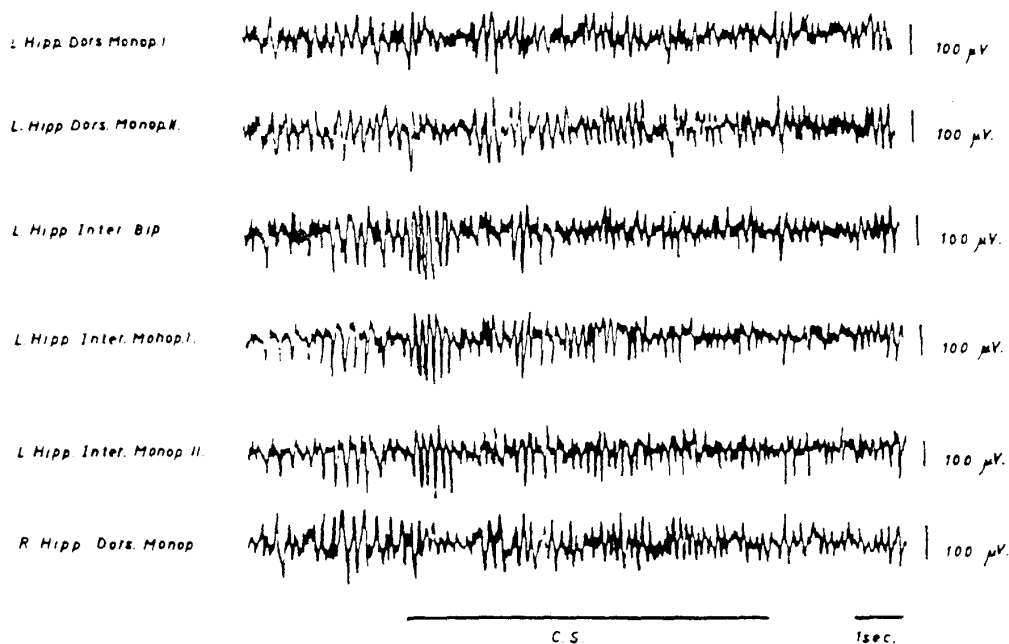
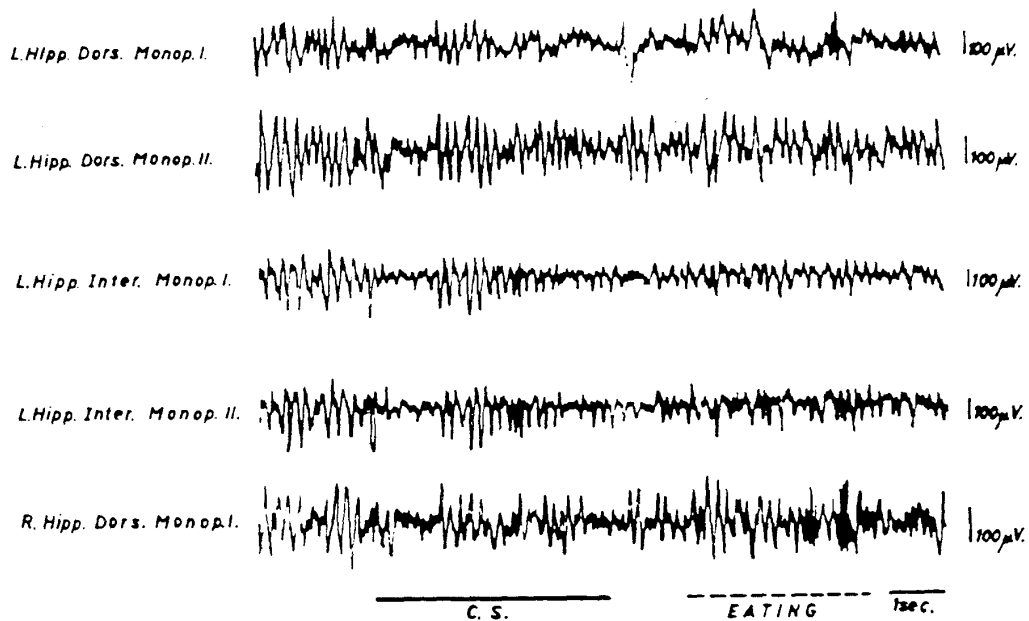
18. Ábra. Simogatással kiváltott, dorombolással kísért, pozitív emocionális állapotban a delta-theta tartományt átfedő (2,5-4/sec), folyamatos lassú aktivitás jelentkezik a hippocampus különböző régióiban és a laterális hypothalamusban.

Összefoglalóan azt állapítjuk meg, hogy **Elazar** és **Adey** azon megállapítása, hogy a hippocampális desynchronizáció a koncentrált figyelem korrelátuma, nem áll ellentétben saját álláspontunkkal, sőt határozott közeledést jelent hozzá. Számunkra a figyelem, ahogy azt később kissé részletesebben is kifejtjük, az orientáció speciális esete, melynek során az állt aktivitása differenciáltan a környezet valamelyik kitüntetett ingerére irányul. Ez viszont lényegében ismét összhangban van **Elazar** és **Adey** (1967) elvi álláspontjával is akik a theta aktivitást nem magával a **mozgással**, hanem azoknak az **ingereknek** a hatásával hozzák kapcsolatba, amelyek a kérdéses mozgásnak célt és jelentőséget adnak.

Döntés (decision). A döntés fogalma az **Adey** által használt kísérleti szituációban azzal a mozzanattal kapcsolatos, amikor a visszatartó ketrec ajtaja kinyílik és az állatnak a diszkriminatív szignál segítségével döntenie kell afelől, hogy melyik etető közelítse meg. Az egyetlen kritikus kérdés, ami ennek kapcsán felmerül az, hogy szükség van-e egyáltalán a döntés fogalmára a jelenség értelmezéséhez. Úgy véljük, hogy nincs, mert az eseményeket diszkriminációs folyamatként is leírhatjuk, és ebben az esetben konkrétan definiáljuk a diszkriminálандókat is, míg a döntés egy olyan hipotetikus folyamatra utal, amelynek a léte ebben a helyzetben nem szükségszerűen adott. Több okunk lenne döntésről beszélni akkor, ha az állatnak két biológiailag jelentőségét tekintve azonos súlyú, de minőségileg különböző cél megközelítése közt kellene választania. Végző analízisben és fiziológiai mechanizmusát illetően ugyan úgy véljük, hogy itt is diszkriminációra bukkanánk, de mint a szituáció sajátosságra utaló, hagyományos leíró terminus ellen kevesebb okunk lenne tiltakozni. Az a szituáció azonban, amelyre **Adey** utal, egyértelműen nélkülözhetővé teszi a döntést. Ezt a sajátos döntésként értékelt mozzanatot **Elazar** és **Adey** a 6 c/sec-os theta aktivitással hozzák kapcsolatba, és további észrevételeink már magával a ténnyel lesznek kapcsolatosak.

Első kritikus kérdésünk az, hogy a 6 c/sec-os theta aktivitás megjelenését szükségszerűen a döntés vagy diszkrimináció korrektségével kell-e összefüggésbe hoznunk? Tapasztalatunk szerint a theta ritmus gyorsulása kondicionálás során progresszíven jelentkezik, és különösen a kondicionálás korai stádiumában számos esetben végez az állat korrekt válaszokat olyankor is, amikor a diszkriminatív inger által indukált theta frekvencia nem éri el a 6 c/sec-ot. Nem tartjuk kizártnak, hogy a 6 c/sec-os frekvenciában a diszkrimináció korrektsége is kifejezésre jut, de számunkra valószínűbb, hogy inkább a diszkrimináció dinamikáját, vagy a figyelem intenzitását tükrözi, ami természetesen szintén feltétele a korrekt válasznak. Az a tény, hogy inkorrekt válaszokat szignifikánsan lassúbb theta frekvencia jellemez, látszólag **Adey** értelmezését támogatja, de az inkorrekt válaszokat kísérő lassúbb theta tevékenység a figyelem lazulásának tükröződése is lehet. Az a tény, hogy korrekt diszkriminációra hippocampus sértett állat is képes nyomatékosan saját interpretációnkat támogatja.

Második kritikai észrevételünk egy olyan diszkrepáns ténnyel kapcsolatos, amelyre **Adey** is többször felhívja a figyelmet (**Radulavacki és Adey, 1965; Porter, Adey és Brown, 1964**), és amely számunkra is gondokat okoz az, hogy bizonyos hippocampális régiók, azonos feltételek mellett ellentétes és azonos változásokat is mutathatnak. Ezt dokumentálja a 19. ábra, ahol (felső kép) a dorsalis és intermedier (dorsalis és ventrális közti) hippocampális régiók a feltételes ingerre először desynchronizációval, illetve 6 c/sec-os, meredek, tüskeszerű theta aktivitással válaszolnak, amelyek egy másodlagos reciprok változás követ, más alkalommal (alsó kép) viszont a desynchronizált és theta aktivitási fázisok szimultán jelentkeznek.



19. Ábra. Diszkriminált hanginger által kiváltott hippocampális aktivitás két változata ugyanannál az állatnál. Felső kép: a CS első hatása határozott desynchronizációt okoz minden hippocampális régióban, amelyet a megközelítő válasz alatt theta burst követ. Alsó kép: a CS határozott desynchronizációt vált ki mindkét oldali dorsalis hippocampusban és nagy amplitúdójú tüskeszerű hullámokból álló theta burst-öt a dorsalis és ventrális hippocampus közti hippocampális areában.

A nagy amplitúdójú theta burs-tok mindkét esetben a diszkriminatív szignálra irányuló gyors orientációs mozgással korreláltak. Az eltérő válaszokat mutató lókuszekat sajnos nem tudtuk megbízhatóan lokalizálni. (Valószínű, hogy a dorsalis és intermedier lókuszek a CA1 és CA3 régiókban voltak, elképzelhető tehát, hogy a hippocampus két eltérő outputját reprezentálják (**Andersen, Bland és Dudar**, 1972). Ezt további kísérletek hivatottak megerősíteni. Ilyen markáns ellentétes hippocampális elektromos reakciók (olyan lókuszek között amely mindegyike képes szabályos theta aktivitás generálására) ugyan ritkán figyelhetők meg, de amíg a változásokért felelős idegelemeket vagy régiókat nem sikerült identifikálni, a hippocampális elektromos aktivitási minták funkcionális jelentőségét illető álláspontok nem tekinthetők véglegesnek.

A theta ritmus motivációs teóriái

Az arousal és motiváció fogalmát a modern pszichológia és pszichofiziológia számos képviselője előszeretettel használja szinonimákként. Ha ez helytáll, akkor az olvasó számára úgy tűnhet, hogy felesleges ismétlésekbe bocsátkoznunk, hiszen az arousal és a theta ritmus viszonyával korábban már két ízben. **Green** és **Arduini** és **Adey** nézeteinek elemzésekor foglalkoztunk. Le kell tehát mindenekelőtt szögeznünk, hogy nem értünk teljesen egyet ezzel az azonosítással. A két fogalom jelentése ugyan mutat azonosságokat is, de mint ahogy az alább tárgyalandó tények is igazolni fogják nem fedik tökéletesen egymást.

Az arousal fogalma elsősorban energizált, működésre kész, de közelebbről, tartalmilag nem specifikált, általános idegrendszeri működési állapotra utal, melynek egyik típusos példája lehet a fizioiógias alvásból történő ébredés. Velünk együtt számos más szerző, többek közt olyanok is, akik a hippocampális theta ritmust a motivált állapot speciális korrelátumának tartják megállapították, hogy ébredéskor nem theta ritmus hanem desynchronizáció az elsődleges válasz a hippocampusban. Ha a motivációt olyan komplex központi idegrendszeri izgalmi állapotként fogjuk fel, amely az organizmus és környezeti incentiv ingerek kölcsönhatására alakul ki, tehát a **Morgane** (1943) és **Bindra** (1969) által javasolt centrális motivációs állapotra (CMS)

gondolunk, akkor az arousal valamint, a drive és motiváció fogalmai közti különbségek azonnal nyilvánvalóvá válnak. Az ilyen értelemben definiált motiváció és a hippocampális theta aktivitás közti kapcsolatot nehéz lenne tagadnunk, hiszen magunk is azt állítjuk, hogy a theta ritmus megjelenésekor a motivált állat környezeti szignálokra irányuló magatartási reakciókat végez. Kérdés ezek után, hogy nem lenne-e helyesebb számunkra is az orientációs hipotézist motivációs hipotézissel helyettesíteni. Az alábbi megfontolások azt fogják mutatni, hogy nem.

A theta ritmus csak akkor lehetne a motiváció **speciális** korrelátuma, ha az utóbbi teljes jelenségtartományát fedné. Ez azonban nem áll. Számos olyan motivált magatartási minta van (pl. a konzummatív válaszok), amelyeket a szerzők többsége szerint és a legkülönbözőbb specienseknél nem theta aktivitás, hanem vagy desynchronizáció vagy organizálatlan aktivitás kísér. A korreláció tehát ha fenn is áll, csak korlátozott.

Egyes szerzők a theta ritmus frekvenciaváltozásait feszültségi vagy drive állapotok intenzitás váltoásaival hozzák összefüggésbe. (**Lopez da Silva és Kamp, 1969**). Ezzel az állásponttal akkor nem érthetünk egyet, ha a drive-t, a motivációtól való elkülönítés érdekében, egy primer, organizmikus tényezők által meghatározott állapotnak fogjuk fel. Éheztetett, tehát specifikus drive hatás alatt álló állat hippocampusa olyan környezetben, ahol nincs táplálékra utaló cue, nem is mutat theta aktivitást. Az idézett szerzőket az a saját kísérleti leletük készíti az iménti feltételezésre, hogy táplálékkal megerősített instrumentális válasznál a megerősítés után és a céltól való eltávolodáskor, ami a táplálkozás előtti feszültségi vagy drive állapot oldódása, illetve csökkenéseként is felfogható, kutyanál rendezett lassú theta aktivitást regisztráltak. Ugyanezek a szerzők a korrekt instrumentális választ kiváltó CS hatására a mi leletünket megerősítve desynchronizációt regisztráltak. A megerősítést követően pregnáns theta aktivitást regisztráltunk saját kísérleteinkben is. Ezt azonban semmiképpen nem értékelhetjük kizárólag úgy, mint tenzió vagy drivecsökkenést, mert legalább is saját kísérleteinkben ugyanekkor a diffúz tájékozódás félreismerhetetlen jelei is következetesen jelentkeztek. A megerősítést követően a céltól való eltávolodás a kondicionálás során stereotip válasszá válik, amelyet a környezet meghatározott szignáljai kontrollálnak. (Mellesleg, ha egyszerűen

a feszültség csökkenéséről lenne szó, akkor a kondicionálás előrehaladásával a theta aktivitás frekvenciája nem fokozódna, hanem csökkenne).

Az a feltételezés, hogy a theta aktivitás frekvencia eltolódásai a motivációs állapot intenzitásváltozásait tükrözik, főként az elektromos ingerlésekkel kiváltott változások támogatják (**Sailer és Stumpf; Grastyán, Karmos, Vereczkey és Kellényi, 1966**). Kétségtelen, hogy a tegmentum vagy a diencephalom ingerlésével kiváltott theta frekvenciája mutat összefüggést az ingerlés intenzitásával, ez azonban (az ingerlési adatoknál fogunk részletesebben rámutatni), egyáltalán nem egyszerű lineáris összefüggés, ami támogathatná a motivációs hipotézist. Az ingerlés intenzitásának növelésekor a hippocampus elektromos tevékenysége többé-kevésbé szabályos változásokat mutat. Ezzel párhuzamosan azonban a magatartás is jellemzően megváltozik és ezeket, még ha elvben lehet is, nem előnyös csupán a motiváció intenzitásváltozásaiként értékelni.

Pickenhain és Klingberg (1967) saját motivációs hipotézisüket részben szintén a fenti ingerléses tényekben látják alátámasztva. Álláspontjuk kifejtését érdemes kissé részletesebben is figyelemmel kísérnünk, mert kitűnő példáját nyújtja annak, hogy miként válik egy eredetileg motivációs álláspont a végső analízisben kikerülhetetlen orientációs állásponttá.

Pickenhain és Klingber (1967) velünk egyetértésben azt állapítják meg, hogy közömbös ingerek első alkalmazásaikkor nem váltanak ki theta aktivitást. A theta kondicionálás során, többek közt orientációs magatartás kísérletében jelenik meg, de saját megállapításainkkal ellentétben, náluk elhárító válasznál, nagyszámú társítást követően, a kondicionálás végső fázisában is perzisztál. Elsősorban ez az a tény, amelyet összeegyeztethetetlennek tartanak az orientációs hipotézissel.

Hasonló nehézséggel talákoztunk korábban **Adey** álláspontjának elemzésekor is, aki velünk ellentétben szintén úgy találta, hogy a theta perzisztál a kondicionálás egész tartama alatt. Mi ezt a nehézséget két érveléssel igyekeztünk elhárítani. Egyik érv az volt, hogy **Adey** spektrum analízissel nyert tényei valójában amellet szólnak, hogy a theta overtraining alatt eltűnik, vagy minimumra csökken. Másrészt rámutattunk, hogy az általa használt szituáció (sajátunkkal ellentétben) az orientációs tevékenység egy

minimumának perzisztálását szükségszerűen feltételezi, tehát nem is várható, hogy a theta ritmus eltűnik.

Úgy véljük, hogy ez a második érv vonatkoztatható lenne **Pickenhain** és **Klingberg** kísérleti tényeire is, a probléma azonban nem egészen azonos az előbbivel, mert **Adley** adatai macskára, utóbbi szerzőké pedig patkányra vonatkoznak. **Pickenhain** és **Klingberg** 9-10 sec-os theta ritmus perzisztálását dokumentálják, amely macskánál nem létezik. Ez szükségszerűen felveti azt a lehetőséget is, hogy az általunk regisztrált aktivitás funkcionális ekvivalense annak a mintának, amit mi desynchronizációnak nevezünk.

(Hogy helyt áll-e ez a feltételezés azt véglegesen csak a theta hullám genezisének megoldása döntheti el. Mi a desynchronizációt leíró és nem mechanizmusra utaló terminusként használjuk, ami nem áll ellentétben az iménti feltételezéssel. Valójában az elektromos ingerlésekkel indukált hippocampális elektromos válaszok (lásd XII. fejezet) alapos okot szolgáltatottak arra, hogy a fenti feltételezés felmerüljön bennünk).

Pickenhain és **Klingberg** ezt a lehetőséget és a species differenciát nem véve tekintetbe, a frekvens theta aktivitás perzisztálását elég indokoltnak tekintik arra, hogy megcáfolva lássák az orientációs hipotézist. Ezután azt várhatnánk, hogy az elvetett hipotézist egy meggyőzőbb alternatívával fogják pótolni, ehelyett azonban olyan értelmezést proponálnak, amely közelebbről megnézve nem más, mint az orientáció **Sokolov** (1963) által feltételezett mechanizmusa. Félreértések elkerülése végett idézem az érvelés főbb állítását.

„The question arises whether here too the SHR (slow hippocampal rhythm) is an expression of an orienting reaction. We think not. ... We think it would overcharge the term 'orienting behavior' to use it in this connection. We prefer to describe this situation by saying that the animal compares actual sensory information with formerly stored information in order to perform certain well-adapted actions.” (Pickenhain and Klingberg, 1967. 222. o.)

Ezt követően a kísérleti tények végső értékelése során újra és motivációs hipotézissel találkozunk:

*„The SHR in the dorsal hippocampus appears in all behavioral situations in which the rat displays a motivated behavior. This motivated behavior may include motivated, **non-automatized** motor acts,...” (225. o.)*

A „nem automatizált” kifejezést azért emeltük ki, hogy rámutathassunk az argumentáció fonákjára. Az idézett megállapításból világosan az következik, hogy az **automatikus motivált aktivitásokat nem kíséri theta aktivitás**. Szerzők e meggyőződésük kapcsán nyilván elsősorban veleszületett, konzumatív aktusokra elégtételt szolgáltatassanak a mi orientációs hipotézisünknek, amelyet eredetileg ugyan meg akartak cáfolni, végül azonban enyhén változtatott formában, megerősítettek.

A fenti álláspont elemzése kapcsán kifejtett gondolatok, azt a benyomást is kelthetik mintha elleneznénk azt a feltételezést, hogy a hippocampus elektromos aktivitása és a motivációs folyamatok közt kapcsolat lenne. Ez természetesen távolról sem fedti a valóságot. Ingerléses kísérleti adatainkra építve mi magunk is az elsők között voltunk, akik rámutattunk arra, hogy a hippocampus elektromos változásai kivételes érzékenységgel tükrözik a motiváció változásait (**Grastyán, Karmos, Vereczkey, Martin, és Kellényi, 1965; Grastyán, Karmos, Vereczkey, és Kellényi, 1966**). Nyomatékosan hangsúlyoznunk kell azonban két dolgot. Egyik az, hogy a motiváció szabályozásának tükröződését mi nem a theta ritmusban, hanem a hippocampus elektromos aktivitásának teljes spektrumában véltük megtalálni. A lassú theta ritmusban (4-5) sec, amelyet elkötelező konnotációk elkerülése miatt „pull” hatásnak neveztünk, pozitív (közelítő) orientációs magatartás motivációs komponensét láttuk, a frekvensebb theta ritmusban (5.5/sec) és desynchronizációban pedig, amelyet „push” hatásnak neveztünk, negatív (kerülő) orientációs mechanizmus kifejeződését tételeztük. A hippocampus elektromos változásai tehát véleményünk szerint is tükrözik a motiváció változásait, de változatlanul helytelennek tartanánk az elektromos változásokban csak, vagy speciálisan motivációs korrelátumokat keresni. Elsősorban azért tartjuk ezt helytelennek, mert a motiváció és drive fogalom hagyományosan a magatartás intenzitás dimenziójával kapcsolódott össze. Hebb klasszikussá vált fogalmazásában:

„...the drive is an energizer, but not a guide; an engine but not a steering gear.” (Hebb, 1955.)

Pontosan ez az az értelmezése a drive-nek és motivációnak, ami miatt a hippocampális elektromos aktivitás motivációs hipotézisét nem tartjuk kifogástalannak. Abban a motivált magatartásban, amelyet a hippocampus jellemző elektromos mintái kísérnek, a magatartásnak a környezeti szignálokhoz (cue) való viszonya (közeledés-kerülés) a legjellemzőbb, és a theta ritmus frekvenciaváltozásai nem csak a magatartás intenzitását, hanem irányát, tehát kvalitását is tükrözik. A motivációnak abban a felfogásában, amely az incentiv hatásra helyezi a hangsúlyt (**Bindra**, 1969) ez a szempont kifejezésre jut, de ez az álláspont még mindig nem általánosan akceptált. Ezért tekintjük az orientációs hipotézist változatlanul relevánsnak és kielégítőbbnek a motivációs hipotézisnél. Mellesleg, ahogy a fenti analízis mutatta, a motivációs hipotézis mechanizmus szerinti kifejtésekor az orientáció kikerülhetetlenül előbukkan.

A theta ritmus mozgás teóriák

Biztosan nem volt még kísérletező, akit a hippocampális theta ritmus és a mozgások szoros kapcsolata ne impresszionált volna. Ez az összefüggés szabadon mozgó állatnál végzett kísérletben valóban olyan domináló, hogy a legbecsületesebb szándék ellenére is elfogulttá teheti a kísérletező megfigyelő készségét, vagy érzéketlenné akár markáns kivételes tények iránt is, és tartósan teoretikus zsákutcákba terelheti a gondolkozását. Korai kísérleteink során mi magunk sem kerültük el ezt a csapdát, és hogy végül is meg tudtunk szabadulni az első felületes impressziók hatásától annak ma két okát látjuk. Egyik az volt, hogy kísérleteink zömét nem rágcsálókön, hanem macskákon végeztük. Utaltunk már rá, hogy előbbi specieseknél a theta frekvencia sávja egyrészt magasabb, másrészt szinte folyamatosan jelen van éber álltnál és kevésbé flexibilisen követi a környezet, illetve a magatartás változásait, mint macskáknál. A második ok az volt, hogy kondicionálási kísérleteinkben kivétel nélkül olyan diszkriminált instrumentális paradigmákat használtunk, amelyekben általunk kontrollált ingerek által, time-locked jelleggel indukált elektromos változásokat regisztrálhattunk, illetve hasonlíthattunk össze spontán változásokkal. Az angolszász

kísérletezők körében ez a kísérlettípus kevésbé népszerű, szinte alig szerepel a hippocampussal kapcsolatos irodalomban.

Saját, ilyen feltételek mellett végzett kísérleteinkben gyakori és határozott példáit láttuk annak, hogy markáns és különböző természetű és eredetű mozgások jelentkezhettek a theta tevékenység kísérete nélkül. E tények hatására fokozatosan le kellett tennünk arról, hogy a theta aktivitás funkcionális jelentőségét kizárólag a mozgatószférában keressük, és mivel feltételeztük, hogy ez a konklúzió mások számára is ugyanígy kikerülhetetlen lesz, kevesebb gondot fordítottunk az ellenkező nézet elhárítására, mint amit megérdemelt volna. Kénytelenek vagyunk ugyanis elismerni, hogy az a nézet miszerint hippocampális theta ritmus speciálisan és elsődlegesen mozgások korrelátuma, egyike a jelenlegi lehatásosabb és leginkább elfogadott elméleteknek, hogy ez így van, annak véleményünk szerint elsősorban az az oka, amire a bevezetőben már utaltunk, hogy tudniillik még a kezdő kísérletező is azonnal meggyőző evidenciáit véli látni a mozgáshipotézisnek.

A mozgáshipotézis egyik legkitartóbb exponense **Vanderwolf** (1969, 1971) aki a spontán, valamint a különböző tanulási tesztek alkalmazása kapcsán észlelt magatartási és elektromos változások gondos elemzése alapján azt javasolja, hogy a theta aktivitásban az akaratlagos mozgások speciális kísérőjelenségét kell látnunk.

Mindenekelőtt azt állapíthatjuk meg, hogy Vanderwolf a theta aktivitást nem általában mozgással, hanem a mozgásoknak egy hipotetizált osztályával, az akaratlagos mozgásokkal hozza összefüggésbe. A korlátozást nyilván az a belátás tette szükségessé, hogy a mozgások számos változatát, főként konzumatív aktusokat még rágcslóknál sem theta, hanem a **Vanderwolf** által „kis amplitúdójú szabálytalan aktivitás”-nak (SIA) nevezett, a mi desynchronizációkkal többé-kevésbé egybevágó elektromos minta jellemez. Azt a gondolatot, hogy a mozgásokat klasszifikáljuk és a theta ritmust ezek egyikével kapcsoljuk össze, eleve mi sem tartjuk elvetendőnek. Az orientáció, ha nem is szükségszerűen feltételezi, de nem is zárja ki a mozgást, illetve a mozgások egy meghatározott osztályát, tehát ebben az értelemben saját hipotézisünk sem tagadja a mozgás és theta korrelálhatóságát. Ami nehezen érthető számunkra az, az hogy miért ragaszkodik **Vanderwolf** a mozgások klasszifikálásánál az akaratlagos mozgások fogalmához. Bár olyan terminusról van szó, amelyet nem kisebb neurológiai

authoritás, mint **Jackson** proponált az automatizmusoktól való elkülönítésre, de egyúttal olyan fogalomról, amelyet súlyos szubjektív konnotációk terhelnek, és amelyek sem jelentését, sem realitását illetően mindmáig nem sikerült közmegegyezésre jutni. Elképzelhető, hogy ha az akaratlagos terminus jelentését tisztázni tudnánk, akkor álláspontjaink azonosságát konstatálhatnánk, tehát feleslegessé válna minden további vita. Mivel azonban erre, legalább is mi egyelőre semmi reményt nem látunk, alábbiakban a tények tükrében kíséreljük meg összehasonlítani nézőpontjaink különbségeit.

Vanderwolf (1971) felveti a mozgások klasszifikálásának azt a változatát is, amelyet eredetileg **Sherrington** (1906) proponált, az appetitive vagy preparatív és konzummatív csoportosítást. Ezt, mint ahogy korábban már kifejtettük, azonosíthatónak tekintjük saját álláspontunkkal is, **Vanderwolf** azonban számunkra elfogadhatatlan indokok alapján elutasítja. Példaként arra hivatkozik, hogy a tengerimalacnál a piloerekció és fogcsattogtatás (amelyet nagy amplitúdójú szabálytalan (LIA), tehát nem theta aktivitás kísér) konzummatív aktusnak minősülne, de mivel megelőzi a támadást, appetitív aktus is. Ez az interpretáció számunkra teljesen önkényes. A leírt tünetek típusos, species-specifikus konzummatív aktusra vallanak, amely láncszemét képezi egy veszélyhelyzetben mutatott magatartási szekvenciának, tehát az a ténye, hogy egy újabb species-specifikus aktust előz meg, nem teszi még preparatív aktussá. Ezen az alapon a rágást, ami a nyelést előzi meg vagy az intromisziót, ami az ejakulációt előzi meg, szintén nem tekinthetnénk species-specifikus konzummatív aktusoknak. Számunkra tehát változatlanul a **Sherrington** féle javaslat a szimpatikusabb, mindenekelőtt azért, mert az „akaratlagos” terminussal ellentétben objektíven kontrollálható környezeti és magatartási változókra utal.

Eddig a nézeteink közt mutatkozó ellentétek legáltalánosabb vonásait emeltük ki. A konkrétebb elemzést megelőzően állapítsuk meg, hogy mik azok a kritériumok, amelyeket az akaratlagos mozgáshipotézisnek teljesítenie kell ahhoz, hogy elfogadható legyen. Ha a hipotézis azt állítja, hogy a hippocampális theta az akaratlagos mozgás korrelátuma, akkor nem jelentkezhethet theta aktivitás olyan mozgás nélkül, amelyet valamilyen megegyezéssel ne minősíthetnénk akaratlagosnak egyrészt, másrészt

félreérthetetlenül akaratlagosnak minősülő válaszok nem jelentkezhetnek theta aktivitás nélkül. Fedik a kritériumok a tényeket? Úgy véljük, hogy nem...

Pregnáns theta aktivitás jelentkezik az alvás paradox stádiumában számos speciesnél olyankor is, amikor mozgásoknak nyoma sincs (beleértve a szemtekék rezgését is). Ezt a tényt **Vanderwolf** is elismeri (**Whishaw** és **Vanderwolf**, 1973) és ennek a ténynek a jelentőségét az a további megfigyelés sem változtatja meg, hogy mozgások során a theta frekvenciája és amplitúdója általában fokozódik. (Ugyanez t. i. saját tapasztalatunk szerint mozgások nélkül is bekövetkezhet). A mozgás jelenléte tehát nem feltétele a theta jelentkezésnek. Ezekután csak az az argumentum marad, hogy a theta a paradox fázisban feltételezett, álomban folyó mozgással vagy mozgástervezéssel lehet kapcsolatos. Ízlés kérdése, hogy ezt az érvet ki mennyire érzi meggyőzőnek.

Maga **Vanderwolf** (1971) elismeri, hogy

*„In rabbits, sensory stimuli can produce long trains of RSA without any accompanying visible movement. Such RSA is always of lower frequency than is seen during actual voluntary movement (**Harper**, 1968), suggesting that, here too, a movement (running?) was „programmed” but that the frequency necessary for its initiation was not achieved.” (**Vanderwolf**, 1971. 100. o.)*

Hasonló markáns, mozgásmentes theta periódusokat **Borwn**, (1968) és mi magunk is igen gyakran megfigyeltünk macskáknál is. De ugyanerről számol be **Whichaw** és **Vanderwolf** (1973) is, mégpedig olyan terminusokkal, ami nem hagy kétséget afelől, hogy orientációs választ kísérő theta aktivitásról van szó:

„...RSA (theta) could occur in cats during fixed staring (such as when the cat observes the movement of the polygraph paper or movement outside the window) although the cats did not make large overt body movements”.)
(**Whishaw** and **Vanderwolf**, 1973, 467. o.)

A hipotézis következetességén ismét csak az a feltételezés segítene, hogy az állat mozgásra gondol vagy mozgást tervez. És lássuk most, hogy áll ez az argumentum abban az esetben, amikor a környezet jelzéseinek hatására az állat tervezi a magatartását, de az eredményes magatartás mozdulatlanságot követel. Ilyen

követelmény teljesítése kapcsán (**Dalton és Black, 1968; Paxinos és Bindra, 1970**) nem jelentkezik theta ritmus a hippocampusban. **Vanderwolf** ebben természetesen az akaratlagos mozgás hipotézis megerősítését látja, mi azonban nem. Az „akaratlagos mozdulatlanság” úgy véljük erről van ebben az esetben szó, ha nem is fázikus mozgás, de mozgás (**Thomas Browne/1946**) ezen az alapon minősítette annakidején az állást mozgásnak) tehát a theta megjelenését a tervezés és a válasz megjelenése egyaránt indokoltá tenné. Saját hipotézisünk szempontjából ez a lelet nem jelent nehézséget, mert a hippocampális desynchronizációban a tanulás során automatikussá vált válaszkészséget látjuk.

Az akaratlagos mozgás hipotézis legerősebb argumentumát az a tény nyújthatná, hogy a theta ritmus vég nélkül (többször 8 órán át) gyakoroltatott futási reakciók során (taposómalomban) mind patkánynál, mind macskánál perzisztál. (**Whishaw és Vanderwolf, 1973.**) Ez első pillanatra lesújtó ténynek látszik saját hipotézisünk szempontjából. Valójában azonban nem az. Ahogy korábban már többször is érveltünk ezzel a megfontolással, olyan szituációkban, ahol a magatartást kontrolláló ingerek véletlenszerűen változnak (és véleményünk szerint ilyen a taposómalom is) a magatartás, bármilyen tartós legyen a training, és bármilyen egyszerű a feladat, soha nem válhat teljesen automatikussá. Az ismert ingerek véletlenszerű változásai az orientáció folyamatosságát implikálják, ezért perzisztál a theta aktivitás. Mellesleg, ha **Vanderwolf** ezt a szituációt azzal a szándékkal használta, hogy biztosan tanulttá és automatikussá vált magatartási aktust állítson elő, és bizonyítsa, hogy saját állításunkkal ellentétben a theta aktivitás ilyenkor is perzisztál, akkor ez a lelet az ő hipotézise számára ellentmondó, mert hiszen az automatikussá vált mozgás már nem akaratlagos, tehát nem kísérhetné theta. Úgy véljük, hogy az argumentum itt bumeráנגgá válik.

Erős érve lehetne **Vanderwolf** hipotézisnek az az összefüggés is, hogy a theta amplitúdója esetenként korrelál a mozgás amplitúdójával, másrészt a theta frekvenciája a mozgás sebességével. Ez az összefüggés azonban nem invariabilis. Ő maga (**Whishaw és Vanderwolf, 1973**) megállapítja, hogy:

„It is not clear why RSA frequency is constant during steady movements of different patterns and speeds...” (Whishaw and Vanderwolf, 1973, 481. o.)

Mi erre a talányra azt az egyszerű választ adnánk, hogy azért mert a theta primeren nem korrelál a mozgással. Ezt **Vanderwolf** természetesen nem fogadja el, ő a mozgáskontroll magasabb síkjainak megoldatlan problémáját látja e diszkrepáns adatban.

Eddigiekben elsősorban olyan tényeket vettünk figyelembe, amelyeket az akaratlagos mozgás hipotézist támogatására szánt kísérletekben is megtalálunk, és mellőztük más kísérletek ellentmondó adatait. Ellentmondó **Adey** és **Elazar** (1967) azon adata, hogy a korrekt és inkorrekt megközelítő válaszokat eltérő spektrumok jellemzik. **Vanderwolf** (1971) ezt azzal kísérli meg eliminálni, hogy a két választípus eltérő mozgásokat involvál. A tanulás kezdetén diffúzak a mozgások, amit a széles spektrum tükröz, a training végén a felesleges mozgások eltűnnek és a válaszok latenciája csökken, amit a meredek felfutású spektrális csúcsok tükröznek. Ez az érvelés akkor nem meggyőző, ha, amint korábban rámutattunk az overtraining során látható generális spektrum ellaposodása a theta hiányát és/vagy desynchronizációt jelent. Hogy lehetséges, hogy egy nagy sebességű futási reakciót és a mozdulatlanságot egyaránt a theta aktivitás hiánya jellemez?

A desynchronizációval kapcsolatosan **Vanderwolf** (1971) azzal is érvel, hogy desynchronizáció elsősorban olyan lókuszekből (pl. gyrus dentátus) regisztrálható, amelyek nem szerepelnek a theta hullám genezisében (hippocampális piramissejtek). Ez az érv saját tapasztalatunk szerint sem alaptalan, de biztosan el tudjuk hárítani, mert határozott desynchronizációs válaszokat regisztráltunk a **Vanderwolf** kritériumainak megfelelő, markáns theta aktivitást produkáló lókuszekből is.

Összefoglalóan arra a konklúzióra kell jutnunk, hogy a theta aktivitás mozgás hipotézise, vagy speciálisan az akaratlagos mozgás hipotézis, eltekintve az utóbbi terminus ambivalens jellegétől is, kibékíthetetlen ellentmondásokat tartalmaz, és nem egyeztethető össze alapvető és többszörösen megerősített tényekkel. A nehézségek megoldása pedig, és ebben **Vanderwolffal** értünk egyet, elsősorban nem újabb és még szofisztikáltabb technikák bevetésétől várható, hanem, és ez a mi véleményünk, olyan konceptuális reverziótól, amely a theta ritmus rejtélyének megoldását nem az output, hanem az input oldalán keresi. Az orientációs hipotézis előnye a motorium

aspektusából nézve abban rejlik, hogy olyan motoros mechanizmusokkal számol, amelyek speciálisan az információ felvételével kapcsolatosak.

V. FEJEZET

Az orientációs és feltételes válasz viszonya

Methodológiai megfontolások

Az orientációs reakció sajátosságainak vizsgálatára szánt kísérletek a mutatók három csoportjára támaszkodnak:

1. a kiváltó ingerre irányuló beállítódásos motoros aktusok (szem, fej és végtagmozgások);
2. vazomotoros reakciók (vazodilatáció a fejben, vazokonstrikció a periferián; (Sokolov, 1963);
3. a bőrgalvános válasz.

E mutatók megbízhatósága és alkalmassága viszonylagos, függ az alkalmazott kísérleti feltételektől, a vizsgált speciestől és a vizsgálat céljától. Az orientáció szomatikus mozgásmintájának jelentkezése, parametereinek nagysága a szubjektum és a kiváltó inger aktuális térbeni viszonyától függ. Rosszul lokalizált, vagy nem lokalizálható környezeti inger (pl. a kísérleti környezet megvilágításának változása) vagy a szervezetben keletkezett ingerekre irányuló orientáció esetében a szomatikus tünetek hiányozhatnak, nem jellemzőek vagy térbeni viszonyító pont hiányában, ha vannak is, megfigyelhetetlenek. A vasomotoros válasz regisztrálása állatkísérletekben sok hátránnyal jár, valószínűleg kevésbé jellemző vagy specifikus indikátora az orientációnak, mint embernél és lassúsága miatt alig alkalmas az orientáció mögött álló centrális neuronális események feltárására. A bőrgalvános válasz számos szerző szerint nem specifikus indikátora az orientációnak és regisztrálhatósága állatkísérletekben szintén problematikus.

A hippocampális theta aktivitás és az orientációs válasz közti összefüggés felismerése a korábban leírt kísérletekben tulajdonképpen véletlen lelet volt. Eredetileg fel sem merült bennünk az a gondolat, hogy az orientációs válasznak specifikus agyi elektromos kísérőjelensége lehet. Amint azonban a theta ritmussal kapcsolatos tények ezt valószínűbbé tették, az imént felsorolt megfontolások további nyomós okot

szolgáltattak arra, hogy az orientáció centrális indikátorait tudatosan is keressük, illetve a theta aktivitást mint posszibilis jelöltet kritikusan ellenőrizzük. Ez tette szükségessé a theta aktivitás funkcionális interpretációinak tüzetesebb elemzését és saját orientációs hipotézisünkkel történő szembesítését. Reméljük, hogy ez az egyébként biztosan feleslegesnek tűnő kerülő többé-kevésbé meggyőzte az olvasót arról, hogy hipotézisünk nem alaptalan.

A centrális indikátor jelentősége és előnye bármilyen perifériás mutatóval szemben annyira magától értetődő, hogy feleslegessé tesz kimerítőbb argumentációt. Az orientáció neuronális mechanizmusának megközelítésében a centrális indikátor elemzése az egyetlen eredményes, korszerű, de mindenképpen az utolsó lépés. A centrális indikátor identifikálása azonban, első lépésben, magától értetődően nem nélkülözhet perifériás indikátorokat. Az identifikálás csak korrelációval történhet, azoknak a centrális elektromos jelenségeknek a felfedéséből áll, amelyek invariabilisen kísérik az orientáció **egyértelmű szomatikus** megnyilvánulásait, azaz kétségbevonhatatlan eseteit. A hangsúlyt az „egyértelmű szomatikus” megnyilvánulásokra helyeztük. Ezzel elsősorban azt kívánjuk kifejezésre juttatni, hogy definíciószerűen az orientációs cselekvés indikátorai csak szomatikus mozgás-tünetek lehetnek, olyan mozgások, amelyek az organizmusra ható ingerre irányulnak. Az érreakciók és a bőrgalvános reflex azért válhattak az orientáció indikátoraivá, mert megjelenésük korrelált az orientáció szomatikus jeleivel, ezek tehát másodlagos indikátorok. Számunkra, és az alábbi kiemelés implicite erre is céloz, nem megnyugtató, ha valaki olyan szekunder perifériás vagy centrális jelenségeket minősít az orientáció indikátoraivá, amelyek az orientáció általa **feltételezett** környezeti **feltételeinek** hatására jelentkeznek. Ennek hangsúlyozására két ok késztet. Az első az, hogy ez a gyakorlat az irodalomban egyáltalán nem ritka. Általánosan elterjedt nézet, hogy az orientáció kiváltásáért az ingerlő ágens újdonsága vagy ismeretlensége felelős, következésképpen minden olyan változás, amelyet valamilyen feltételezetten új vagy ismeretlen inger okoz, orientációs megnyilvánulásnak minősül. Bármilyen valószínűnek is látszik ez a feltételezés, tulajdonképpen egy rigorozusan soha nem ellenőrzött fikció, amelyet, mint később látni fogjuk a tények pregnánsan cáfolnak. Az inger újdonsága olyan feltétel, amellyel távolról sem tudunk invariabilisen orientációt

előállítani. Az orientáció kiváltásának feltételei tehát nem definiálhatók ma még biztosan, de bármilyen paradoxan hangzik is a kiváltás feltételeinek ismerete feltételezi az orientáció inherens természetének megismerését. Az a nézet, hogy az orientációért az inger újdonsága vagy ismeretlensége felelős, valójában szintén az orientáció **vélt** természetére, illetve egy e mögött álló, naiv empirikus tapasztalatra épít. A probléma nehézsége érzékelhetőbbé válik, ha valakit az újdonság egyértelmű definiálására készítetünk. Ilyenkor hamarosan kiderül, hogy azok az ingerek, amelyek következetesen hatásosak bizonyulnak orientációs válasz indukálásában egyáltalán nem vagy csak igen ambivalensen fedik az újdonság kritériumait. E problémára a releváns kísérletek ismertetésekor fogunk visszatérni.

Saját tapasztalatunk szerint, amelyet a következő fejezetekben ismertetésre kerülő kísérletek során szereztünk, az orientáció előállításának legmegbízhatóbb feltétele a diszkriminatív kondicionálási procedúra, azaz olyan szituáció, amelyben az instrumentális válaszokat valamilyen jól definiált környezeti inger kontrollálja. E kísérletek célja a korábbiaktól eltérően, már az orientációs válasz közvetlen elemzése volt, helyesebben elemezhetőségének feltételeit volt hivatott optimalizálni. A kísérletek tervezése abból az észrevételből indult ki, hogy korábbi kísérleteinkben az orientáció centrális mutatóinak azonosítását confundálhatta egy methodikai hiba. Nevezetesen az, hogy a jelző inger és a megerősítés (vagy feltételes cél) térben szorosan egymás közelében voltak. Amikor az állat az inger hatására a starthelyről megközelíti a célt, akkor tulajdonképpen nem dönthető el, hogy a feltételes ingerre vagy a célra irányuló mozgásokat végez-e. Következésképpen a megközelítő válasz alatt regisztrált elektromos változásokról sem tudjuk biztosan eldönteni, hogy a CS-re irányuló, lokomócióban folytatódó orientációs válasz vagy a célra irányuló feltételes megközelítő válasz kísérőjelenségeiről van-e szó. E kérdés eldöntését a hippocampális theta ritmusnak **Adey** által felvetett interpretációja tette kritikusan fontossá. Korábban leírt kísérleteinkben végzett filmanalízisek (3. ábra) ugyan meggyőzően azt látszottak bizonyítani, hogy a theta aktivitás eltűnik akkor, amikor az állat a feltételes hangforrást elhagyja és a cél felé fordul, de a válaszok legkorábbi szakaszának megítélését illetően nem volt megnyugtató ez a kísérleti paradigma. A probléma megoldásának legegyszerűbb útjaként a CS és a megerősítés térbeni eltávolítása kínálkozott. E

kísérletek, amelyeket talán nem végeztünk volna el, ha előre számoltunk volna teoretikus buktatóival, meglepetésünkre olyan tényeket szolgáltatottak, amelyek az orientáció és a feltételes válasz viszonyát illető nézeteink radikális revíziójára kényszerítettek.

A CS és megerősítés térbeni eltávolítását kísérő jelenségek

Az alábbiakban ismertetésre kerülő tények két független kísérletsorozatból származnak. Az első kísérletsorozat (**Grastyán és Vereczkey, 1974**) fő célja a CS és megerősítés térben elválasztását (továbbiakban „térbeni diszkontiguitását”) kísérő magatartási (tanulási) jelenségek elemzése volt. A második kísérletsorozat (**Grastyán, John, Bartlett, 1973**) a térbeni diszkontiguitás jelenségeit kísérő elektromos változások (kiváltott potenciál, spontán hippocampális aktivitás és ponto-geniculo-occipitális hullámok) részletesebb és kvantifikáltabb vizsgálatát tűzte ki fő céljául. Tekintettel arra, hogy mindkét kísérletsorozat eredményei közlés alatt állnak, a tények értékelése szükségessé teszi az alkalmazott kísérleti eljárások főbb vonásainak rövid ismertetését.

A kísérleti procedúra

Az első kísérletet 21 mindkét nembeli, felnőtt és 2 hat hetes kölyök macskán, a másodikat 8 felnőtt macskán végeztük. A fiatal macskák kivételével mindegyik állatnál stereotaxicus technikával, krónikus elektródákat implantáltunk különböző agyi régiókba. Rendszeresen hat pár bipoláris, lakkszigetelésű, 1-1,5 mm pólustávolságú acélelektrodát juttattunk a dorsalis, ventralis és a két terület közé eső hippocampális régiókba, az akusztikus CS miatt a primer hallókéreg fölé, továbbá, a laterális és medialis hypothalamus régiókba. A második kísérletsorozatban ezenkívül rendszeresen állatonként 34 elektródát implantáltunk a corpus geniculátum lateráléba és mediáléba, a mesenchephalis formatió reticulárisba, a thalamus mediális struktúráiba, továbbá a motoros és visuális neocorticális areák fölé. Az első sorozatban a műtét után két héttel, a másodikban nyolc héttel kezdtük meg a kísérletezést.

Az elektromos aktivitás regisztrálása 6 csatornás Schwarzer EEG, 14 csatornás Grass polygraph, 2 csatornás Disa Oscilloskóp segítségével történt. Az állat és a

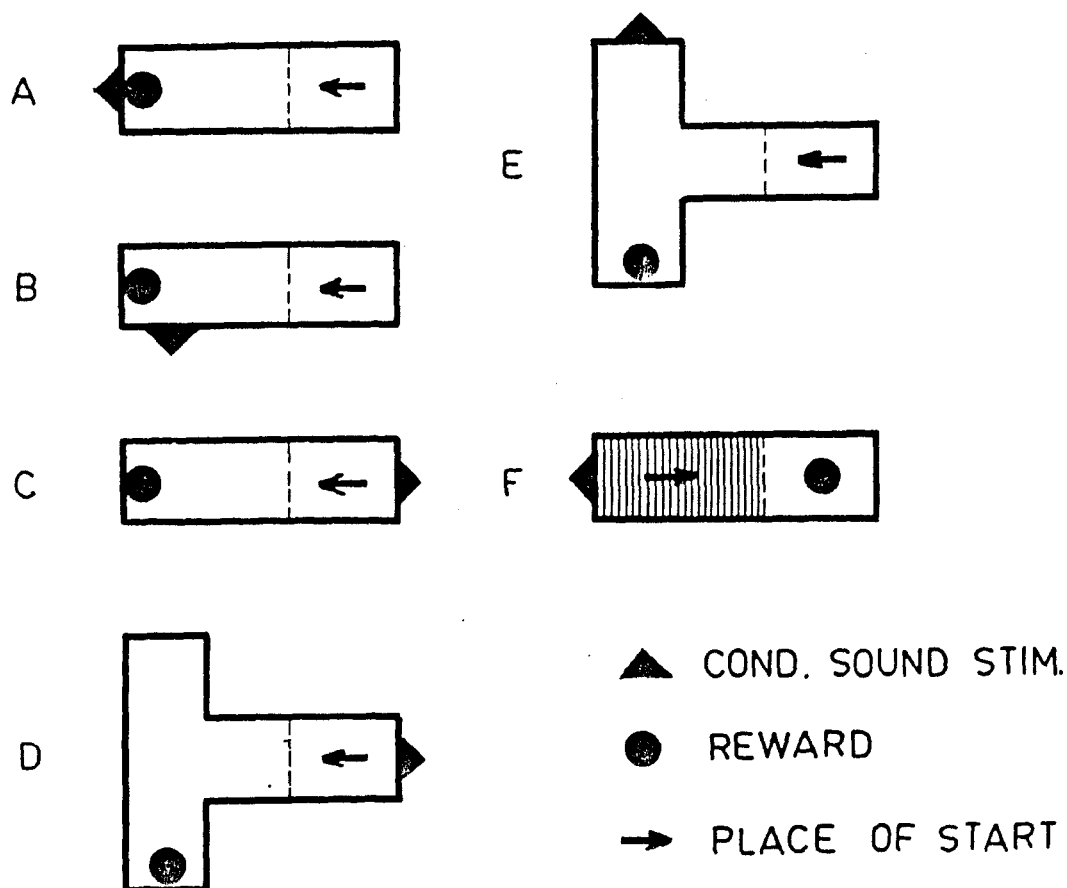
regisztráló berendezések közti összeköttetést, néhány gramm súlyú, flexibilis, a mozgásokat nem akadályozó, rugalmasan felfüggesztett, házilag készített sokeres acél, esetenként microdot kábel biztosította. A kiváltott potenciálok kísérlet közbeni ellenőrző jellegű átlagoláshoz a MNEMOTRON Co. CAT 400-as átlagoló berendezését, különböző szempontok szerint átlagoláshoz pedig a Digital Equipment CO. PDP12 számítógépét alkalmaztuk, a N.Y. Med. Coll. Brain Research Laboratóriumában kidolgozott programok segítségével.

A magatartási jelenségek regisztrálására több megfigyelő által szabad szemmel végzett észrevételek jegyzőkönyvi rögzítésén kívül fotografikus, mozgófilm és video-magnetofonos regisztrálását végeztünk (Shibadon és Phillips berendezésekkel). A második kísérletben a video-magnetofonos regisztrátumokon a CS-ként alkalmazott kopogó hang- illetve fényingerek számát is rögzítettük, ami lehetővé tette minden egyes hangingerrel kapcsolatos magatartási mozzanat azonosítását, illetve a parciális (stádiumok vagy más kritériumok szerint csoportosított) kiváltott potenciál átlagok magatartási megfelelőinek felfedezését.

A kondicionálás a 20. ábrán felülnézetben ábrázol kísérleti szituációkban történt. Az egyes futópálya (A, B, C) 2 m hosszú, 50 cm széles és 80 cm magas, három oldalról sima panelfalakkal egy oldalról plexifallal határolt ketrecből állt. A T (illetve ebből alakítható L. szituáció; D és B) két folyosójának mérete és felépítése az előbbivel azonos volt. Az egyenes futópálya egyik és a T szituáció keresztfolyosójának két keskenyebbik oldalfalához távolból, illetve a macska által automatikusan (pedállal) működtethető etetőszerkezetet rögzítettünk mely egy 5 cm átmérőjű tálkában egy kb. 10 g súlyú húsdarabot prezentált, amelyet mancsával vagy szájával tudott kiemelni az etetőszerkezet peremére támaszkodó állat. Az apparátusnak az etetőszerkezetekkel ellentétes (nyíllal jelölt) végében 30 cm magas, 50 cm széles, a megközelítő válasz startpontjául szolgáló platformot helyeztünk el. E mögött, valamint az etetőszerkezetek felett, perforált falrészre, kívülről a CS közlésére szolgáló (háromszöggel jelölt) hangszórókat rögzítettünk. A starthely elhagyását, a célhoz érkezését és a feltétes szignálok közlését automatikusan jelöltük az EEG regisztrátrumon, a válaszok latenciaidejét pedig az ugyancsak automatikusan indított dekadikus számlálószervezet mérete. A megközelítő válasz kiépítése naponként, egyszeri kísérleti ülésben, általában

20-40 társítással történt. Kísérleti napokon az állatok teljes táplálékadagjukat a kísérleti szituációban kapták.

Négy állatnál tájékozódási céllal elhárító kondicionálást végeztünk az egyenes futópályából átalakított (20. ábra F) berendezésében.



20. Ábra. A CS és megerősítés térbeni szétválasztásával kapcsolatos kísérletsorozat szituációinak vázlatos, felülnézeti sémái. A: szignál (háromszög) és táplálék-megerősítés (kör) térben azonos helyen; B: részleges térbeni diszkontiguitás; C: maximális térbeni diszkontiguitás; D: maximális diszkontiguitás T szituációban; E: részleges diszkontiguitás T szituációban; F: maximális diszkontiguitás elhárító szituációban. Szírozott terület: fájdalmas ingerek közlési helye (shockoló rács).

Ebben a korábbi starthely szolgált menekülőhelyként, ahova az állat a ráccsal fedett shokkoló szektorból egy pedál lenyomására működő lengőajtó kinyílását követően

juthatott. Az elhárító válasz kiépítése napi egyszeri ülésben, legfeljebb 10 társítással történt.

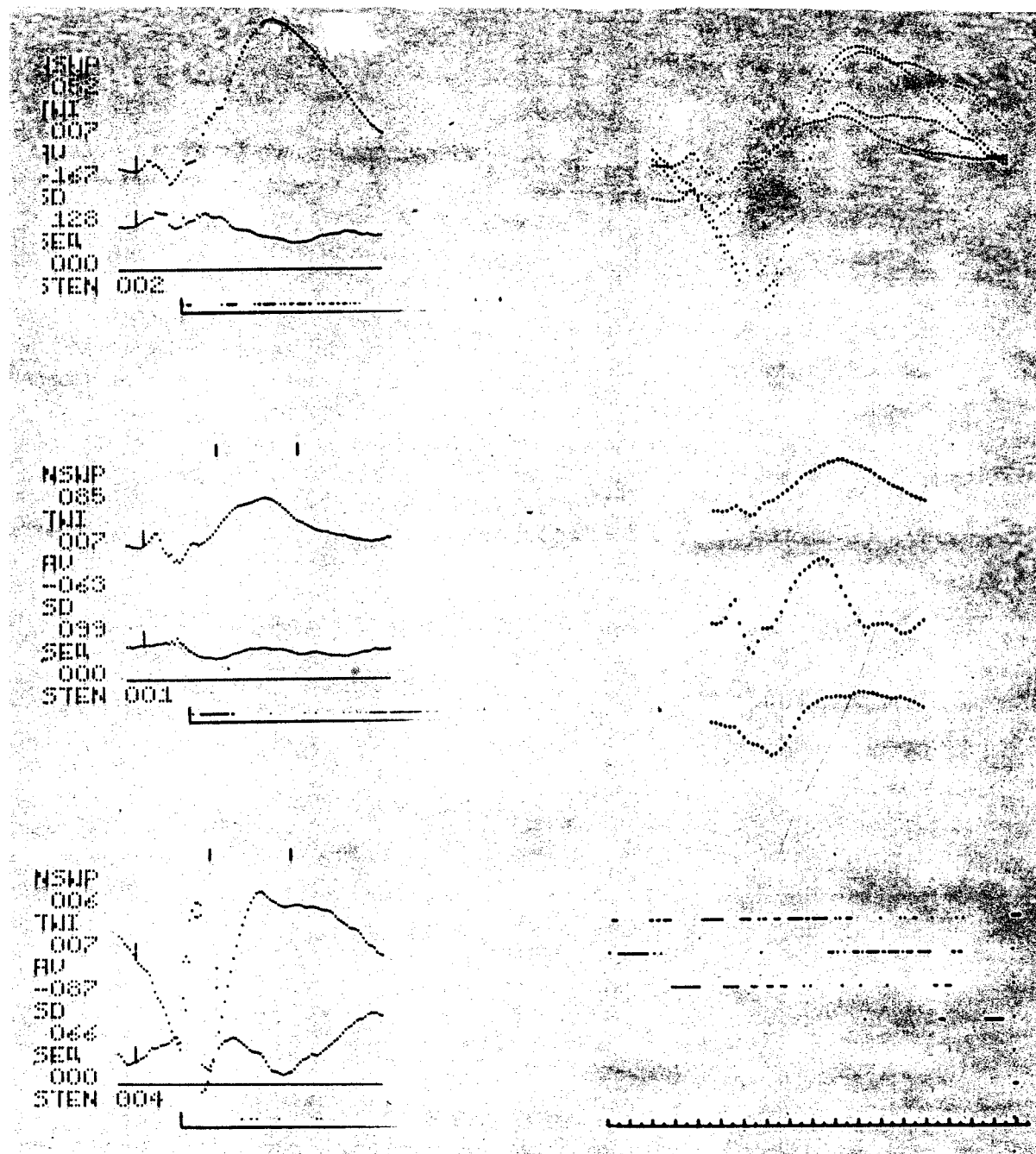
Habituáció

A leendő diszkriminatív hanginger hatásait mindkét kísérleti szériában ellenőriztük a kondicionálás előtt. Az első szériában ez azonban csupán az inger néhányszori, véletlenszerű prezentálásából állt. Mivel az inger és megerősítés extrém térbeni elválasztásának következményeit még nem ismertük, tanácsosabbnak látszott elkerülni a habituáció esetleges komplikáló következményeit (jól ismert tény, hogy az inger habituációja késleltetheti vagy meg is akadályozhatja az inger feltételes szignállá válását). Az inger, első prezentálásai során) amikor maga a környezeti is ismeretlen volt még az állat számára) ritka kivételtől eltekintve nem okozott értékelhető magatartásváltozásokat. Esetenként a fülek fázikus megrezzenését (tehát lokális, modalitás specifikus, vagy szervspecifikus orientációs reflexet) észleltünk, az orientáció komplex, holisztikus értelemben definiált formáját (az összes érzékszerveket érintő beállítódási mozgásokat) azonban egyetlen esetben sem láttuk. A hippocampusban bizonytalan, renyhe és rövid deszinkronizációs válaszoktól eltekintve, szintén nem regisztráltunk részletesebb leírásra érdemes válaszokat.

A második kísérleti szériában a leendő diszkriminatív ingereket (2-5) sec kopogó hang és villanó fényingerek/kimerítő habituációnak vetettük alá. Szoktatás céljából mindegyik állatot heteken át kb. egy órára a kísérleti szituációba tettük, táplálékot nem adtunk, és szabálytalan időközökben, különböző intenzitással és az apparátus különböző helyeiről, világos és sötét háttérben prezentáltuk az ingereket. Ennek során az orientációs választ illetően egy, ha nem is markáns, de következetes jelenségre lettünk figyelmesek. Az ingerek első alkalmazásai során, ugyanúgy, mint korábban, most sem láttunk orientációs válaszokat. Az ingerlések sorozatos ismétléseit követően azonban, állatonként változó időben, általában az első három kísérleti ülés valamelyikében típusos, az ingerforrásra irányuló, határozott orientációs válaszokat indukált az inger, melyek néhányszori szabálytalan periódusokban történő jelentkezés után véglegesen eltűntek.

A hippocampusban ezzel egyidejűleg 4-5 c/sec-os theta aktivitás volt regisztrálható és ugyancsak határozott változások mutatkoztak a kiváltott potenciálok átlagaiban is.

Annak érzékeltetésére, hogy jellemző, de ugyanakkor rendkívül labilis és csak a részleges potenciál átlagolási eljárás delikát módszereivel megragadható változásokról van szó mutatjuk be a 21. ábrát.



21. Ábra. Kopogó hanginger habituációja során regisztrált kiváltott potentialok két különböző computer programmal készített (bal oszlop és jobb oszlop alsó két képe) parciális átlagai és az egyes potenciálalakok időbeni eloszlása. A bal oldali oszlop három képén a felső görbe az átlagolt potentialalakot, az alsó a standard eltérést mutatja, az abscissa alatt látható pontsor tünteti fel a kérdéses potenciálalaknak az egész prezentálás alatti eloszlást (összesen 143 click inger). A két eljárással elkülönített három potenciál alakilag azonos, a jobb oldali oszlopban látható potenciálok amplitúdói amplitúdóekvalizáció miatt (amit az automatikus korrelációs elemzés tett szükségessé) nem értékelhetők. A jobboldali oszlop legalsó képén látható három pontsor a korrelációs átlagolással szelektált potenciálok időbeni eloszlását mutatja. A hanginger közlésével egyidejűleg végzett video-magnetofonos magatartás-regisztrálás három magatartási változatot fedett fel (éber mozdulatlan, ingerforrásra orientáló és csukott szemmel szendergő állapot), ezek időbeni jelentkezése azonos a három potenciálalak eloszlásával. A jobb oldali oszlop felső képén az eltérések érzékeltetése érdekében négy átlagolt potenciálalakot egymásra fényképeztük (két potenciálalak közti eltérés nem szignifikáns).

Az elemzett változásokat a második habituációs kísérleti ülésben, a kopogó hanginger több ezerszeres alkalmazását követően egy 143 koppanásból álló sorozat prezentálása kapcsán regisztráltuk. A baloldali függőleges oszlopsor három diagramja és a jobb oldali középső diagram két eltérő matematikai megközelítés parciális átlagait mutatja. Mindegyik képen a legfelső görbe a kiváltott potenciál, alatta a standard eltérés, az alapvonal alatti pontok pedig a kérdéses potenciál alaknak a teljes prezentálás ideje alatti eloszlást mutatja be. Mindkét típusú analízis három, alak és a különböző komponensek amplitúdója szempontjából jellemzően eltérő (jobb oldali felső diagram), potenciálformát mutat ki (a jobb oldali középső kép potenciáljai amplitúdó-ekvalizáltak), amelyeknek az időbeni eloszlása is azonos mindkét eljárás szerint. Az egyidejűleg végzett video-magnetofonos és EEG regisztrálás, valamint a három potenciálforma időbeni eloszlásának egybevetése érdekes és igen határozott összefüggést fedett fel. Megállapítottuk, hogy a középső potenciálforma a theta aktivitás jelentkezésével egyidejűleg, és azokban az időpontokban jelentkezik, amikor az állat a hangszóróra néz. Az első potenciálforma jelentkezésekor a hippocampus aktivitása kevert, jellegtelen képet mutatott és értékelhető magatartási jelek sem mutatkoztak, (az állat érdektelenül és mozdulatlanul maga elé nézett). A legalsó potenciálforma akkor jelentkezett, amikor az állat becsukta a szemét, a hippocampális

spontán aktivitás pedig az enyhe álmoságra jellemző képnek felelt meg. Semmi kétségünk nem maradt tehát afelől, hogy a második hullámforma az orientációs válasznak felel meg. E potenciálforma az ingerek további ismétlései során az orientáció egyéb mutatóival együtt eltűnt, és csak a megerősítéseket követően, a kondicionálás egy meglehetősen előrehaladott fázisában jelentkezett ismét, némileg megváltozott formában.

A térbeni diszkontiguitás korai jelenségei

A szoktatás illetve habituációs periódust követően a 24 órája éheztetett állatnak lehetőséget adtunk először arra, hogy spontán explorációval fedezze fel a célt, vagy ha ez hosszabb idő után is eredménytelen maradt, akkor a kísérletező irányította az állapotot az etetőhöz. A táplálék elfogyasztása után először passzívan visszahelyeztük, majd egyre kevesebb kényszert alkalmazva visszatereltük az állatot a starthelyhez. Ha az állat a célt nem a starthelyről közelítette meg, akkor nem adtunk táplálékot. Ezzel az eljárással 2-4 kísérleti ülésben, tehát 40-100 megerősítést követően elérhető volt, hogy az állatok a táplálék elfogyasztása után spontán visszatértek a starthelyre, és csak innen közelítették meg a célt. A kísérletnek ebben a stádiumában az állat azonnal megfordul a starthelyen és megindul a cél felé, tehát mindaddig, míg éhes folyamatosan alternáló mozgásban van. Ha a kísérletet jóllakásig folytatjuk, akkor az állat egyre hosszabb időt tölt a starthelyen, többnyire testápolási reakciókkal tölti ki a várakozási időt, végül pedig általában lefekszik és elalszik.

A diszkriminatív hangingert, két eset kivételével csak azután kezdtük alkalmazni, amikor az állatok megtanulták a start-helyre való spontán visszatérést. Kezdetben minden spontán megközelítő válasz megindulásakor prezentáltuk a hangingert, majd véletlenszerűen váltogatva egyes válaszoknál mellőztük, és ezeket a válaszokat nem erősítettük meg. E procedura eredményeként jelentkeznek az alábbiakban leírt jelenségek.

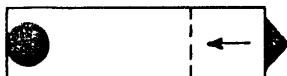
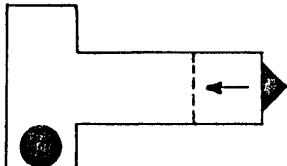
A részleges térbeni diszkontiguitás (20. ábra B szituáció)

Ha a megerősítés helyétől térben eltávolított diszkriminatív szignált (továbbiakban DisCS) röviddel a várható megközelítő válasz előtt, vagy a már megindult válasz alatt szólaltattuk meg, értékelhető magatartási és elektromos válaszokat nem észleltünk. A megközelítő válaszok jellemzőit sem változtatja meg a DisCS. (A spontán válaszok tartama az alkalmazott szituációban 4 secundum alatt volt). Az első vagy második ülésben (általában 20-50 megerősített és 10-20 DisCS-al nem kísért és meg nem erősített futást követően) a változás első jeleként az állat a starthelyen nem indul el azonnal, hanem hezitál, és egyre fokozódó intenzitású orientációs válaszokkal reagál a DisCS-ra. Az eredetileg egyenes vonalú megközelítő mozgás egyre fokozottabban deviál a hangforrás felé, végül határozottan az utóbít közelíti meg először az állat, és csak ezt követően fordul az etetőhöz. A hangforrás megközelítésekor, korábbi tapasztalatainknak megfelelően, markáns theta ritmus jelentkezik a hippocampusban. A kondicionálás folytatásakor, és azzal arányosan, ahogy a diszkrimináció eléri a kritériumot (100%-os pozitív válaszok és 10%-nál kevesebb spontán válasz) a megközelítő válasz pályája ismét egyenessé válik, és általában a harmadik-negyedik kísérleti ülésben a már korábban is észlelt, teljesen automatikusnak látszó diszkriminált megközelítő válaszok jelentkeznek. Az ezt kísérő elektromos jelek (domináns desynchronizáció) szintén nem különböztek korábbi megfigyeléseinktől.

Az extrém térbeni diszkontiguitás

Az egyenes futópályában, a T, illetve ebből képzett L. szituációban észlelt jelenségek jelentéktelen eltérésektől eltekintve azonosak voltak, ezért alább együtt fogjuk tárgyalni őket.

A DisCS, hasonlóan a részleges térbeni diszkontiguitáshoz, az első társítások során sem magatartási, sem elektromos szempontból nem okozott értékelhető változásokat. Állatonként eltérő számú társítást követően, általában a 2-3 kísérleti ülésben (I. táblázat) jelentkeztek először a hangforrásra irányuló rövid tartamú adverzív fejmozgások, először elszórtan, majd egyre növekvő frekvenciával.

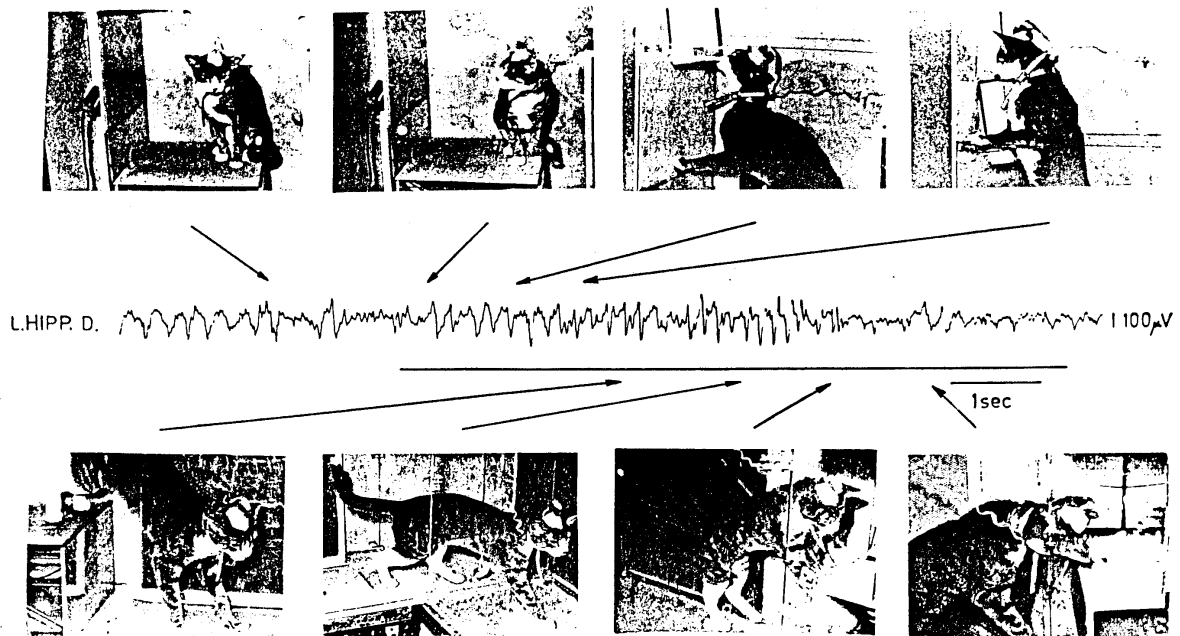
Animal					Animal				
	Orientation		Conflict			Orientation		Conflict	
	Day	Trial	Day	Trial		Day	Trial	Day	Trial
1	2	50	9	250	5	2	50	11	262
2	2	42	9	206	6	5	140	15	299
3	3	73	9	260	7	2	25	12	235
4	2	34	10	303	8	3	75	8	180
	2	49	9	254		3	72	11	244

I. Táblázat. Az orientációs válasz és a konfliktus tüneteinek jelentkezése egyenes futópályás és T szituációban a szignál és megerősítés térbeni elválasztásakor.

Általában 4-5 gyors, rövid latenciájú célválaszt követően abruptan jelent meg az első fejmozgás, amelyet néhány egymást követő társítás során fokozódó, majd ismét csökkenő tartamú orientációs válasz követett. A válasz megjelenésének ez a progresszív felépülése, amely egyetlen kísérleti ülésben és több kísérleti ülés spektrumában is világosan látható (23. ábra) egyaránt kétségtelenné tette, egyrészt azt, hogy az orientációs válasz a megerősítések eredményeként, tehát kondicionált válaszként jelentkezik, másrészt, hogy a célválaszok latenciájának oszcilláló és progresszíven növekvő hosszabbodását is ez okozza. Ezt szemmel láthatóan tükrözte az állatok magatartása is. A kezdeti társítások nyomán jelentkező adverzív fejmozgás a későbbiek során egyre tartósabbá vált, végül az állat nemcsak ránézett a hangszóra, hanem meg is közelítette, tehát az orientáció lokomocióba ment át. Utóbbit meggyőzően lehetett demonstrálni oly módon, hogy a spontán célválaszok kivitelezése közben prezentált DisCS a start és cél közt félúton (vagy a célnál) lévő állatot azonnal megfordította és a hangszóró megközelítésére készítette.

A hangszóró megközelítését követően az állatok többsége látványos és a macskára jellemző, speciális explorációs manipulatív aktivitásba kezdett.

Legjellemzőbb és leggyakoribb tünetként az állatok a hangszóró minden részletére kiterjedő tartós szaglászásba fogtak, vagy megharapdálták, mások a mancsukkal igyekeztek szétszedni (22. ábra, felső képsor).



22. Ábra. Szignál és megerősítés térbeni szétválasztásának hatása L szituációban végzett megközelítő válasz kondicionálására. Videomagnetofonos magatartásregisztrálás alapján készített fényképfelvételek és szimultán regisztrált hippocampális elektromos aktivitás. A hippocampogram alatti vonal a diszkriminált hanginger prezentálását indikálja. Felső képsor: az állat viselkedése a starthelyen a DisCS prezentálásának első szakaszában; alsó képsor: a cél megközelítése alatt. Figyelemreméltó a theta hullámok tartamának jelentős csökkenése az orientáció késői fázisában (expoloráció a hangszóró körül), és a megközelítés során, a cél megpillantásakor. L. Hipp.D.: bal oldali dorsalis hippocampus.

A diszkriminált célválaszok és az orientációs válasz tulajdonképpen párhuzamosan fejlődnek ki. A diszkrimináció kialakulásának első jele az, hogy az állat a starthelyet odaérkezése után csak több-kevesebb várakozás után, vagy egyáltalán nem hagyja el hanginger prezentálása előtt. A DisCS az esetek egy részében azonnal a célválaszt váltja ki, okunk van azonban feltételezni, hogy e válaszok nem valódi kondicionált, hanem inkább gátlástalanított válaszok. A kondicionálásnak ebben a stádiumában ugyanis számos irreleváns környezeti inger, esetenként az állat saját

mozgásai által keltett ingerek is kiváltják a célválaszt. Az egyetlen különbség ezen ingerek és a DisCS közt az, hogy az előbbiek néhányszori ismételten után elvesztik gátlástalanító hatásukat utóbbiak viszont nem. Mindenképpen valószínűnek látszik azonban, hogy az állat a kondicionálásnak ebben a stádiumában nem a szignál megjelenésére vár a starthelyen, hanem azért nem indult el, mert a megerősítés nélkül végzett spontán válaszok miatt a megközelítő válasz átmenetileg kioltódik. E kioltásos gátlást hatástalanítja a DisCS, illetve más indifferens ingerek is.

A DisCS hatásossá válásának egyik első jele az, hogy az állat a starthelyen egyre közelebb ül a hangszóróhoz. Ezzel egyidejűleg azonban a korábbi diszinhibíciós hatás helyett egyre tartósabb orientációs válaszokat indukál a szignál. Az orientáció, ahogy fentebb leírtuk, kezdetben csak a hangforrásra irányul, később ezt diffúz, az egész környezetre irányuló explorációs tevékenység követi. Az állat úgy viselkedik, mintha először került volna a szituációba, a különbség csupán az, hogy az explorációt csak az inger hatása alatt végzi és intenzívebben, mint a familiarizációs periódusban. A diffúz exploráció során az állat a szituáció számos olyan jelentéktelen ingereire pl. az apparátus padlóján levő foltokra vagy kiálló szögekre is kimerítő exploratív, szaglászó vagy manipulatív mozgásokkal reagál, amelyeket korábban egyáltalán nem vett észre. A diffúz exploráció során néha az állat a cél közelébe jut, de meglepő módon ezt mindaddig negligálja, míg más irreleváns részleteket tüzetesen nem vizsgált meg.

A diffúz exploráció jelensége minden kétséget kizáróan ugyanúgy a kondicionálás törvényszerű következménye, mint a szignálra irányuló orientációs válasz. Korábbi kísérleteinkben, ahol szintén jelen volt, mint magától értetődő és banális jelenségre nem fordítottunk gondot. Különös jelentőséget azon későbbi tapasztalatunk kapcsán kezdtük tulajdonítani a diffúz explorációnak, hogy feltételes reflexes szituációban végzett elektromos hypothalamus ingerlésekkel ezzel tökéletes analógiában álló hatásokat tudtunk előállítani. Megállapítottuk, hogy olyan hypothalamus lókuszek, amelyeknek a küszöb körüli és erős elektromos ingerlése lassú theta, illetve desynchronizált aktivitást indukált, enyhe thetát okozó ingerléskor diffúz explorációra készíti az állatot, melynek során tüzetesen megvizsgál minden útjába kerülő irreleváns ingert és következetesen elkerüli a feltételes célt vagy célokat. Ugyanezen lókuszs erős és desynchronizációt okozó ingerlése viszont a feltételes cél

vagy célok azonnali megközelítését és a környezet minden egyéb ingerének a negligálását eredményezi.

Bizonyos agyi struktúrák mesterségesen keltett izgalma tehát olyan komplex és koordinált hatást képes reprodukálni, amely kísértetiesen hasonlít a feltételes szignál által a kondicionálás egy relatíve korai stádiumában okozott hatáshoz. Lényegét tekintve olyan állapotról van szó, amelyben az idegrendszer bementi kapui nyitva állnak minden olyan környezeti inger számára, amelyeket potenciális jelentősége lehet az adott szituációban, és zártak minden olyan inger számára, amelyeknek jelentőségét az organizmus már biztosan ismeri. Mint később látni fogjuk, az erős ingerlés által okozott hatás viszont a diszkriminált feltételes szignál által a kondicionálás végső stádiumban kiváltott hatásokat utánozza.

Az a tény, hogy a bonyolult és változatos magatartási és jellemző elektromos mutatókkal kísért jelenségek a természettest megközelítő flexibilitással, meghatározott agyi struktúrák mesterséges elektromos ingerlésével is reprodukálhatók, határozottan arra utal, hogy olyan homogén működési entitásról van szó, amellyel eddig a tanulás vizsgálatában nem számoltunk. Hogy milyen konkrét mechanizmus állhat e komplex kétfázisú működés mögött, annak megtárgyalását azonban a motiváció és megerősítés mechanizmusainak elemzéséig el kell halasztanunk.

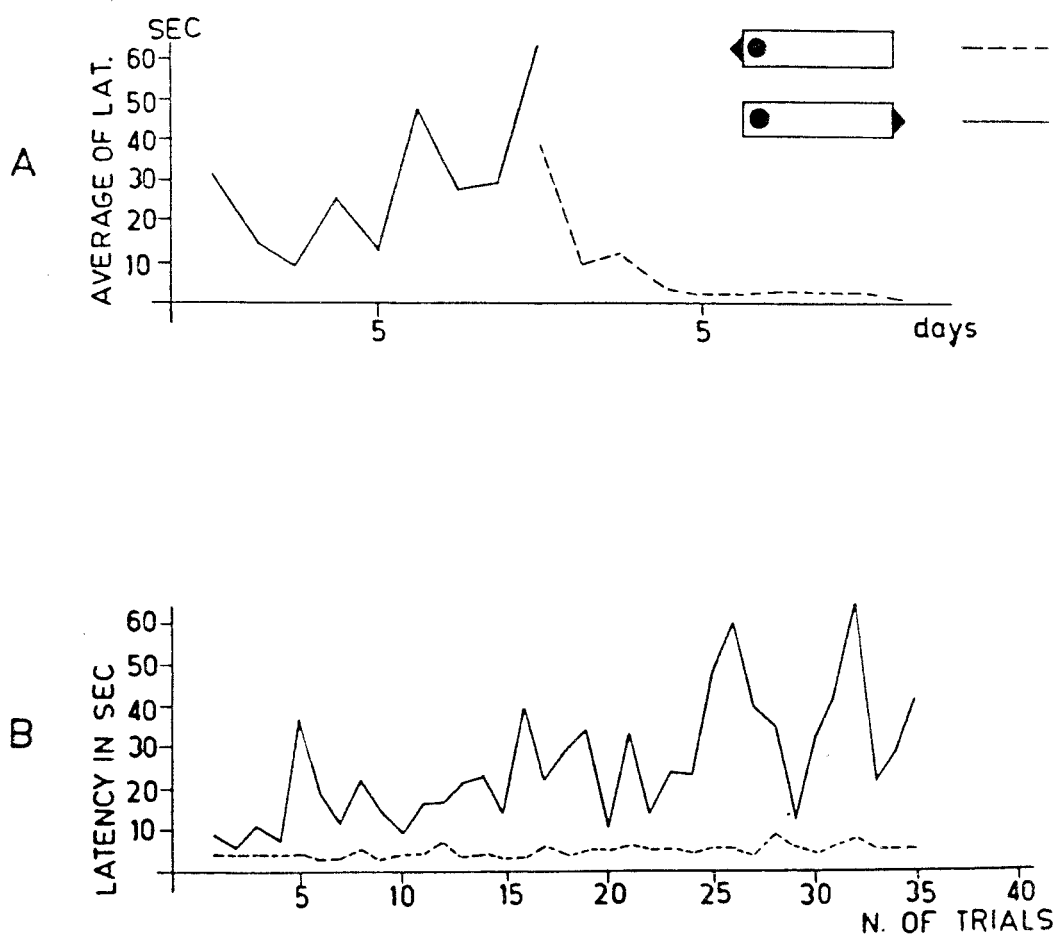
Az orientáció és a célválasz interferenciája

Ha a térbeni diszkontiguitást az eddig leírt jelenségek észlelését követően is fenntartjuk, akkor a későbbiekben azzal arányosan, ahogy a spontán válaszok száma csökken, a DisCS-ra irányuló orientáció egyre következetesebben és tartósabban jelentkezik, a célt pedig egyre vontatottabban közelíti meg az állat. Végül az esetek többségében olyan stádium érhető el, amikor az állat azonnal és igen élénk válaszokkal reagál a szignálra, de a célt a szignál tartós és többszörös prezentálásakor sem hajlandó megközelíteni. Az állat magatartásának megfigyelése alapján biztosan megállapíthattuk, hogy ez az állapot annak eredményeként alakul ki, hogy a DisCS paradox módon a megerősítések hatására egyre fontosabb és vonzóbb lesz az állat számára, rivalizálni kezd a cél (megerősítés) ingereivel és végül teljesen ellensúlyozza azok hatását. E rivalizáló hatás következményeként értelmezhető pl. az a gyakran

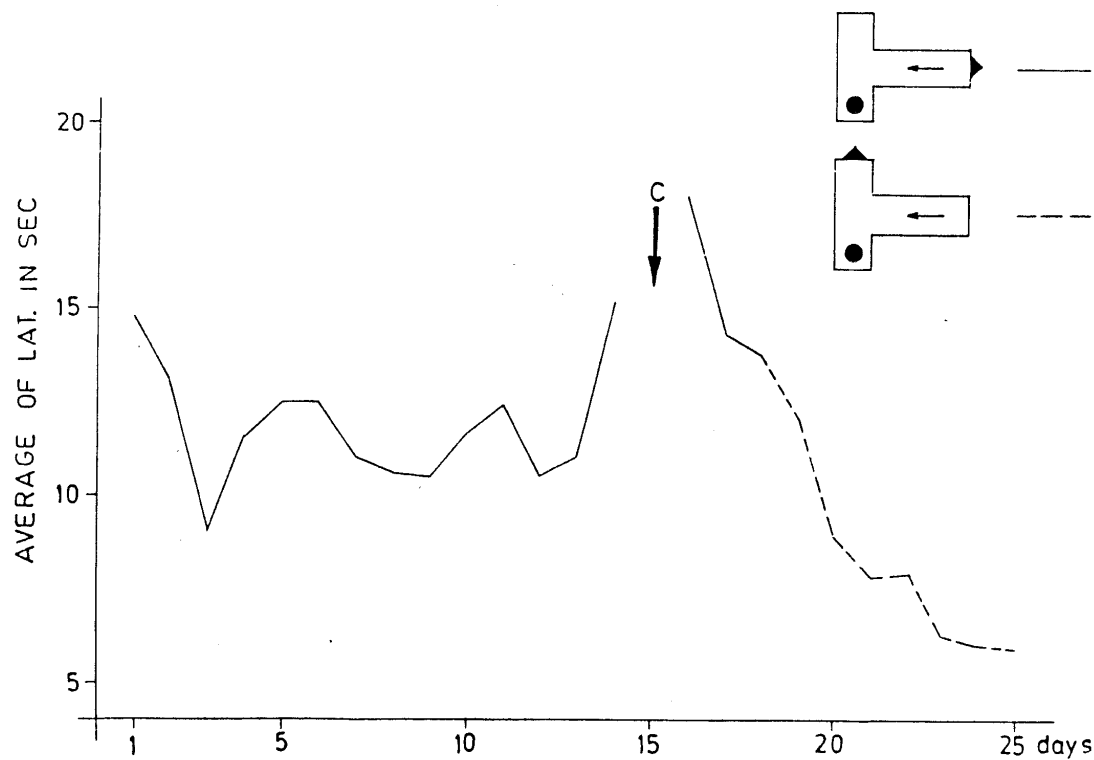
megfigyelt jelenség is, hogy az állat a szignál prezentálása alatt tartósan köröz a starthelyen. Világosan megfigyelhető volt, hogy a kezdeti ingerre irányított orientációs mozgás után az ingerforrástól elfordulva fokozatosan gyorsuló mozgással megindulna a cél felé, a folyamatosan ható inger azonban ismét maga felé fordítja, és ez a jelenségsor ciklikusan ismétlődik. A periodikus gyorsulásokat mutató körmozgás tehát a két inger eredőhatásaként jelenik meg. Gyakran megfigyelhető volt az is, hogy a DisCS a cél felé futó állatot fel útról térítette vissza. Ilyen és hasonló megfigyelések alapján nem maradt kétségünk afelől, hogy a célválaszok megszűnése a DisCS és a cél antagonisztikus kölcsönhatásai révén kialakult konfliktus eredménye.

A konfliktus hatás összehasonlító értékelése szükségessé tette kvantitatívabb kritérium bevezetését is. Tapasztalatainkra alapozva azt az állapotot minősítettük manifeszt konfliktusnak mikor a DisCS legalább három egymást követő, egyenként 60 sec-os prezentálása alatt nem jelentkezett célválasz. Az így jellemzett állapotot két kölyök és két felnőtt állat kivételével mindegyik esetben, átlagban 250 társítás után értük el. (I. táblázat). Valójában a konfliktus az esetek többségében jóval meghaladt a meglehetősen szigorú kritérium mértékét. Egyes esetekben az állatok csak a kísérleti ülések kezdetén, az első 3-4 inger prezentálásakor reagáltak célválaszokkal. Minél rövidebb volt azonban a célválaszok latenciája, paradox módon annál inkább elmélyült a konfliktus.

A konfliktus kialakulását a 23. és 24. ábrákon a célválasz latencia idői alapján szerkesztett tanulási görbék mutatják.

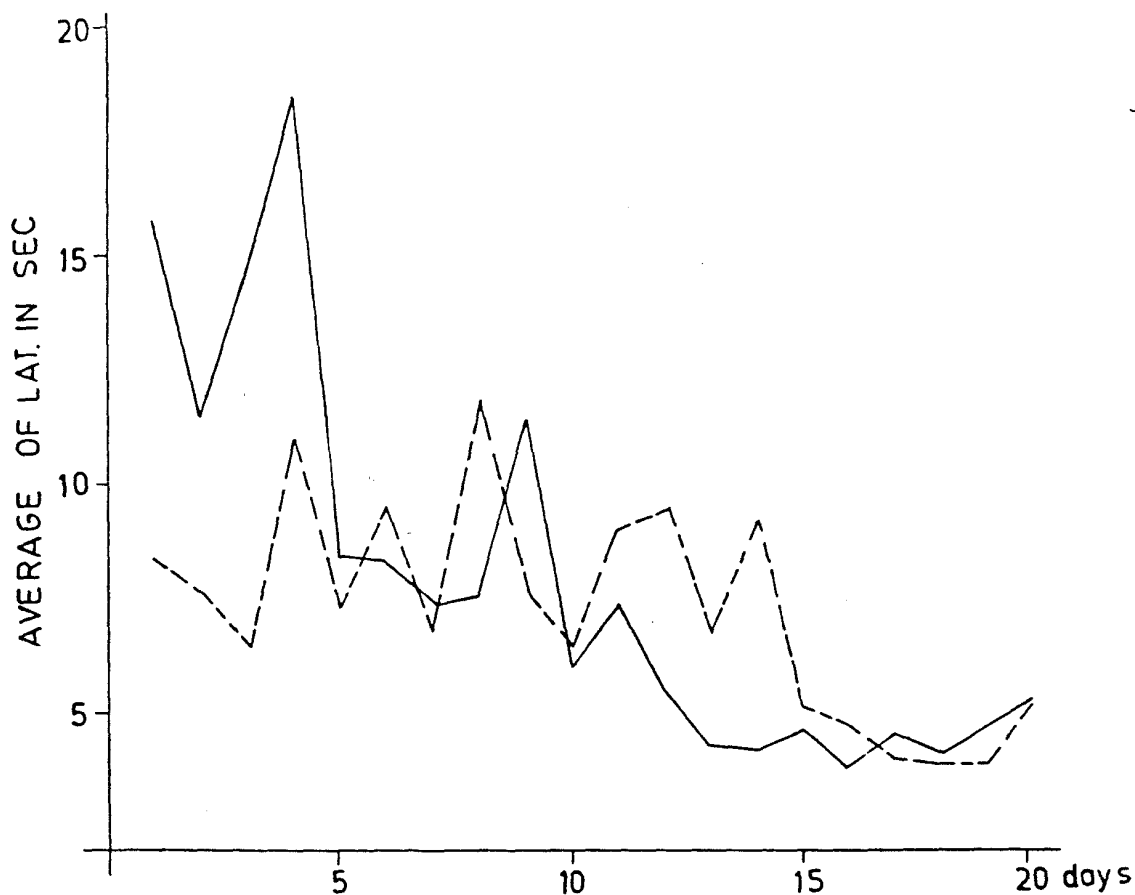


23. Ábra. A megközelítő válasz latenciájának változása térbeni diszkontiguitás esetén egyenes futópályás szituációban a kondicionálás egész folyamán (A) és egyetlen kísérleti ülésben (B). A: a tizedik kísérleti ülésben a válaszok latenciája eléri a konfliktus kritériumát (60 sec). Ezt követően a térbeni kontiguitás helyreállításának hatására (szaggatott vonal) a latenciaidő minimumra csökken. B: a válaszok latenciája oszcilláló jelleggel nő társítások alatt. A szaggatott vonal a latenciaidők konstanciáját mutatja térbeni kontiguitás esetén.



24. Ábra. Megközelítő válasz latenciájának változása T szituációban térbeni diszkontiguitás esetén. Konfliktus ebben az esetben a 15. kísérleti ülésben jelentkezett, ezt követően részleges térbeni kontiguitás (szaggatott vonal) is elegendőnek bizonyult rövid latenciájú válaszok kialakítására.

A 25. ábrán annak a két állatnak a tanulási görbéit láthatjuk, amelyek a fenti kritérium alapján nem érték el a konfliktust.



25. Ábra. A megközelítő válasz latenciájának változása T szituációban, térbeni diszkontiguitásos kísérletben két olyan állatnál, ahol konfliktus nem jelentkezett.

A DisCS-ra irányuló orientációs válasz ezekben az esetekben is markáns volt, amit világosan mutat az is, hogy a nem diszkontiguitásos szituáció válaszainak átlag latenciaidejét (4 sec) ebben az esetben is csak 15 nap után közelítette meg az állatok teljesítménye.

Annak a ténynek, hogy térbeni diszkontiguitás esetében a megközelítő válaszok latenciaideje megnő önmagában nem tulajdoníthatnánk semmi különösebb jelentőséget. Jól ismert tény, hogy az orientációs válasz átmenetileg törvényszerűen jelentkezik minden kondicionálási processzus során. Ha az állat a szignálra orientációval és lokomócióval reagál, akkor kerülőutat tesz, tehát szükségszerűen

nőnie kell a célválasz latenciaidejének. A konfliktushatás azonban azt mutatja, hogy ennél többről van szó. Ennek során az állat nem kerülő úton közelíti meg, hanem egyáltalán nem közelíti meg a célt. Ezt első kézből úgy értelmezhetnénk, hogy tulajdonképpen két ellentétes irányú motoros tendencia ütközéséről lehet szó. A szignál és a cél megközelítésük irányát tekintve antagonisztikus mozgás tendenciákat igényelnek. Elképzelhető tehát, hogy az állat a két mozgást egyszerre szándékozna megvalósítani és ennek lehetetlensége okozza a konfliktust. Ezt a magyarázatot látszana támogatni az a tény, hogy a T szituációban az extrém diszkontiguitást megszüntetjük, de a szignált nem az etetőnél hanem a T rövidebb szárának az etetővel szembenező oldalánál prezentáljuk, akkor a konfliktus gyorsan megszűnik (24. ábra). Úgy látszik, hogy ha az inger által kiváltott első mozgás egybeesik a cél megközelítésének irányával, akkor a részleges térbeni diszkontiguitás már nem okoz problémát az állatnak. Más megfigyelések azonban arra mutatnak, hogy az ellentétes mozgástendenciák diszkrepanciájánál súlyosabb zavarral is számolnunk kell.

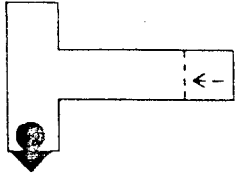
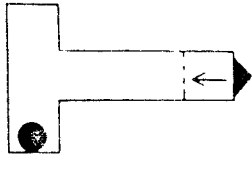
Az állatok egy része a kísérletnek abban a stádiumában, amikor az orientációs tendencia klimaxot ért el, a DisCS prezentálása alatt a céllal szembenézve és a táplálék felmutatásakor sem volt hajlandó megközelíteni a célt. Két, valószínűleg kivételesen érzékeny állat pedig ilyen helyzetekben öklendezéssel és hányással reagált. A konfliktus mélypontján több állatnál észleltük, hogy bár éhesek voltak, elutasították a táplálékot a szituációban. Ugyanezek az állatok azonnal mohón ettek a szituáción kívül.

E megfigyelések alapján szembe kell néznünk azzal a paradoxnak ható értelmezéssel, hogy a táplálékkal történő megerősítés a vele időben kontiguus szignált fontosabbá teszi az eredeti célnél. Más szóval az eredetileg indifferens ingerből a megerősítés hatására primer és a megerősítéstől teljesen független természetű cél lesz, amely ilyen minőségben rivalizál, illetve elnyomja az eredeti cél hatását. E magyarázat további implikációira az eredmények ismertetése után fogunk visszatérni.

A térbeni kontiguitás helyreállításának hatása

Néhány esetben, többek közt a 23. ábrán bemutatott állatnál a konfliktus kritériumának elérése után a feltételes hangingert a továbbiakban az etető közvetlen

közelében prezentáltuk. Ennek kapcsán először azt az érdekes jelenséget észleltük, hogy az állat a hang bekapcsolásakor nem az etető, hanem a hangszóró régi helye felé tájékozódott. Két-három további társítás során azonban ez a hamis orientációs válasz eltűnt. A térbeni kontiguitás helyreállítás utána konfliktus jelei már az első vagy második ülésben eltűntek és a megközelítő válasz latenciái hamarosan elérték a hagyományos feltételek mellett kondicionált, kontroll állatok latenciaértékeit (4 sec). Ezt követően, ha ismételten eltávolítottuk a szignált a céltől a latenciaidők valamivel hosszabbá váltak, újabb konfliktus azonban nem alakult ki. (II. táblázat).

TRIAL	14 th exp. session	
		
1.	4,9	7,5 sec
2.	5,4	9,0
3.	5,8	7,7
4.	5,7	7,9
5.	5,9	6,3
6.	5,6	6,6
7.	5,9	6,6
8.	5,2	7,5
9.	6,6	7,6
10.	5,5	8,3
	5,6	7,5 sec
$t = - 5,57$ $p < .001$		

II. Táblázat. Megközelítő válasz latenciaidőit térben diszkontiguus és kontiguus szignál véletlenszerűen váltakozó prezentálásakor.

A célválaszok helyreállása a térbeni diszkontiguitás fenntartásakor

A kondicionálás folytatását a legsúlyosabb konfliktusok esetében is lehetővé tette az a már említett tény, hogy a kísérleti ülések kezdetén az első néhány inger prezentálásakor mindegyik állat produkált rövid latenciájú célválaszokat. A

kondicionálás folytatásakor, átlagosan 150-200 további társítás eredményeként, az alábbi jelenségeket figyelhettük meg. Az orientációs válasz intenzitása fokozatosan csökkent, az állat ritkábban közelítette meg az ingert és ritkábbá váltak az ismertetett orális és manipulatív explorációs aktusok is. Az állatok az ingerek prezentálása közti szünetekben ismét távolodni kezdtek a hangszórótól, végül a starthely szélén, tehát a célhoz legközelebb eső ponton ültek le. A kondicionálás végső stádiumában, olyan esetekben, amikor az állat az apparátus valamilyen indifferens pontjára nézett, a DisCS rövid, fázikus tájékozódással megelőzött célválaszt, olyan esetekben pedig, amikor az állat az etető irányába nézett, az orientáció látható magatartási jeleivel nem kísért, látszólag teljesen automatikus célválaszokat indukált. E két feltétel mellett véletlenszerű eloszlásban prezentált ingerekre adott válaszok latenciaidejei szignifikánsan eltérőnek bizonyultak. (III. Táblázat).

TRIAL	8th		9th		11th exp. session	
	A	O	A	O	A	O
1.	6,2	7,4	5,0	7,1	4,4	7,7 sec
2.	6,6	9,6	5,4	7,5	4,3	7,0
3.	6,2	6,9	5,8	7,8	4,0	8,0
4.	7,1	9,1	4,4	6,7	5,2	7,3
5.	7,0	7,4	4,8	7,6	4,2	6,0
6.	8,1	9,4	5,9	9,0	5,5	7,0
7.	7,1	9,9	4,4	6,9	5,4	6,9
8.	7,6	9,2	5,4	7,1	5,6	7,0
9.	8,7	9,3	5,8	8,0	4,7	6,8
10.	6,6	9,4			5,3	8,1
	7,1	8,7	5,2	7,5	4,8	7,1 sec
$t = -5,359 \quad p < .001$			$t = -16,2 \quad p < .001$		$t = -8,49 \quad p < .001$	

TRIAL	15th exp. session	
	A	O
1.	4,0	5,0 sec
2.	5,1	5,9
3.	4,8	7,5
4.	5,6	7,8
5.	5,6	7,5
6.	6,0	7,9
7.	5,2	8,2
8.	6,3	6,5
9.	6,2	7,8
10.	6,2	10,0
	5,5	7,4 sec

TRIAL	15th exp. session	
	A	O
1.	5,6	5,8 sec
2.	5,9	10,2
3.	4,7	6,9
4.	5,5	7,5
5.	4,7	8,9
6.	4,2	8,8
7.	6,7	11,4
8.	5,7	10,4
9.	5,9	15,3
	4,8	8,5 sec

III. Táblázat. Automatikus és orientációval megelőzött megközelítő válaszok latenciaidő ugyanazon állatnál három egymást követő kísérleti ülésben (táblázat felső része) és két másik állatnál egy kísérleti ülésben.

A későbbi argumentáció miatt fontosnak tekintjük hangsúlyozni, hogy az orientációs válasz a leírt feltételek mellett, a konfliktust követő overtraining során (1000-nél több társítás esetén) sem tűnt el.

Az orientáció magatartási jeleivel nem kísért, automatikus válaszok értelmezését illetően az alábbi érvek jöhetnek számításba.

- a) Elképzelhető, hogy a kondicionálás során végül is manifeszt kapcsolat alakul ki a szignál és a cél ingerei között, tehát a szignál a cél jelzőjévé válik és automatikusan, azaz direkt effektoros funkcióként váltja ki a célválaszt. E feltételezésnek az a tény szól ellene, hogy ha az állat nem áll a cél vagy a célhoz vezető út ingereinek hatása alatt, akkor az orientációs válasz láthatóan megelőzi a célválaszt, tehát közvetítő ágensként a szignál és a cél ingeri között áll.
- b) Feltételezhető, hogy az orientáció latensen az automatikusnak látszó választ is megelőzi. Ez ellen szól a két válaszféleség latenciaidője közti szignifikáns különbség, mellette pedig az, hogy az automatikus válaszok latenciaidejének átlaga, ha nem is jelentősen, de még mindig hosszabb, mint a térbeni kontiguitásos válaszoké.
- c) Elképzelhető, hogy az automatikus válaszokat a DisCS nem a tanulás során kialakult közvetlen kapcsolat révén, hanem gátlástalanítással váltja ki. Emellett szól az a tény, hogy a célra figyelő állatnál elvértve a kondicionálás végső stádiumában is képesek indifferens ingerek is előidézni a célválaszt. Lehetséges tehát, hogy a diszkriminált feltételes szignálra az is, vagy éppen az jellemző, hogy (ellentétben az indifferens ingerekkel) aspecifikus diszinhibíciós hatásuk nem szűnik meg.

A diszinhibíciós feltételezést az a tény gyengíti, hogy a konfliktus a T és L szituációban nem volt súlyosabb és nem tartott tovább, mint az egyenes futópályában. Az utóbbi szituációban az állat látja, az előbbi kettőben pedig nem látja a célt. Ha az automatikus célválasz diszinhibitált válasz, akkor azt várhatnánk, hogy az egyenes futópályában, ahol adottak a gátlástalanító ingerek, nagyobb az esélye a célválaszok jelentkezésének, tehát kevesebb az esély a konfliktusra. A kísérlet nem igazolta ezt a várakozást. Elképzelhető azonban az is, hogy azért nem mutatkozik eltérés, mert a cél és a célhoz vezető ingerek hatása közt nincs lényeges különbség. Ennek ellenőrzésére két állatnál, az automatikus válaszok jelentkezésének stádiumában az alábbi kísérletet végeztük. Az ingerek közti szünetben olyankor, amikor az állat a hangszóróra nézett zajtalanul könnyű függőnyt bocsátottunk le a starthely előtti folyosó elején, amely eltakarja a célhoz vezető utat. Természetesen tartottunk attól is, hogy ez a drasztikus

környezeti változás esetleg teljesen eltereli az állat figyelmét a feladatról, ez az aggály azonban feleslegesnek bizonyult. A függöny láthatóan nem okozott meglepetést, sőt rá irányuló orientációt sem. Egyik állatnál a DisCS-ra irányuló orientáció ismét olyan intenzívvé és tartóssá vált, mint korábban a konfliktus idején, ezt követően pedig tartós körözésbe kezdett a starthelyen az állat, és a cél megközelítésére az inger ismételt alkalmazásai során sem tett kísérletet. Ez a megfigyelés egyértelműen alátámasztotta a diszinhibíciós mechanizmussal kapcsolatos feltételezésünket. A másik állat viselkedése azonban, ha nem is állt ellentétben vele, már kevésbé volt ilyen meggyőző. Ez az állat a hangszóróra irányított és a korábbinál intenzívebb tájékozódás után diffúz tájékozódásba kezdett, ennek során a függöny mögé került és az ismételt ingerlések során már egyre rövidülő latenciájú célválaszokat végzett.

A feltételes orientáció keletkezése: megerősítés vagy diszkrimináció?

Az eddig ismert adatok és számos klasszikusnak számító irodalmi tény nyilván feleslegessé teszi annak bizonyítását, hogy a DisCS-ra irányított orientációs válasz a kondicionálás terméke. Ha el is fogadjuk ezt a megállapítást semmiképpen nem tarthatjuk még kielégítőnek. A kondicionálási procedúra meglehetősen bonyolult, tehát az az állítás, hogy az orientáció a kondicionálás terméke, még nem ad kielégítő választ arra, hogy a procedúra melyik eleme vagy elemei nélkülözhetetlenek és elegendők az orientációs válasz megjelenéséhez.

A megerősítési teóriák többsége azt vallja, hogy minden olyan inger, amely következetesen idői kontiguitásban hat valamilyen megerősítő ágenssel, feltételes szignállá, illetve maga is megerősítő hatású ágenssé válik a kondicionálás folyamán. Az inger és a megerősítés időbeni kontiguitása a jelenleg ismertetett kísérletben is adott volt, indokolt tehát, ha a feltételes orientációs válasz genezisének most is a megerősítéssel hozzuk összefüggésbe. Konkrétan így tehetjük fel a kérdést: orientációs válaszokat fog-e produkálni az a hanginger, amely időben következetesen megelőzte a táplálékkal megerősített megközelítő választ? Első pillanatra biztosan úgy fog látszani, hogy ezt a feltételt a kísérlet már eddig is teljesítette és a válasz egyértelműen igen. Valójában, ahogy látni fogjuk ezt a feltételt nem az eddigi, hanem csak az alább ismertetett kísérletek teljesítik és ezek a kérdésre egyértelműen **nem** választ adnak.

Két állatot folyamatos megerősítéssel megtanítottunk a cél megközelítésére és a starthelyre való spontán visszatérésre. Amikor ez a válasz stabilizálódott, a starthelyre történő visszatérést követően és a megközelítő válasz várható megindulás előtt, vagy azzal egyidejűleg következetesen megszólaltattuk a starthely mögött elhelyezett hangszórón keresztül a feltételes hangingeret. Meglepetéssel kellett konstatálnunk, hogy a hangingernek a megerősített válasszal történő következetes párosítása még 4-500 ismételten sem produkálja az orientációs válasz nyomait sem. Ha ezt követően viszont azt a procedúrát kezdtük alkalmazni, amelyet a kondicionálási technika leírásakor ismertettünk, hogy t.i. egyes véletlenszerűen kiválasztott spontán megközelítő válaszokat nem előztünk meg hangingerrel, és nem is erősítettünk meg akkor az orientációs válasz általában a második kísérleti ülésben (általában 10-20 megerősítés nélküli futás után) megjelent, és mint ahogy korábban leírtuk progresszíven fokozódott.

A kísérlet eredményei egyértelműen azt a következtetést valószínűsítik, hogy az inger és a megerősítés időbeni kontiguitása nem elegendő feltétele a feltételes orientációs válasz megjelenésének. A kísérlet második részének tanúsága szerint a hiányzó feltétel az, amit összefoglalóan a diszkrimináció fogalma fejez ki. Ha ennél konkrétebb választ kívánunk adni, ami a neurofiziológiai megközelítés miatt lehet fontos, akkor a diszkrimináció mögött álló folyamatokat kell felderítenünk. A diszkrimináció mögött, előállításának feltételeiből következtetve, a végső analízis során, gátlási folyamatokat találunk. Amikor az állat spontán (feltételes inger nélkül végzett) megközelítő válaszait nem erősítjük meg, akkor tulajdonképpen fokozatos kioltásos vagy frusztrációs gátló hatásnak vetjük alá mindazokat a környezeti ingereket, amelyeknek hatására a spontán válaszok megindulnak. Az állat a diszkrimináció során e gátló hatás segítségével két ingerkomplexust különít el egymástól: a feltételes szignál nélküli környezet egészében gátló hatásúvá, a DisCS + környezet komplexus pedig pozitív hatásúvá válik. A feltételes szignál tehát, mint egyetlen olyan inger, amelyet a gátlás egyáltalán nem érint (mert következetesen megerősítés kíséri) a diszkriminatív gátlás segítségével mintegy kiemelkedik a többi inger közül. Önként kínálkozik ebből az az interpretáció, hogy az állat figyelme emiatt a passzív kiemelés miatt terelődik a szignálra. E szerint a megerősítésnek az orientáció

genezisében nem primer, hanem csak másodlagos szerepe lenne. A megerősítés nem jelenlétével erősítené a szignál hatását, hanem hiányával biztosítaná azt a gátlást, amely más ingerek hatásának szelektív elnyomásával önálló hatású ágenssé teszi a feltételes szignált. A feltételes orientációs válasz tehát ebben az értelemben a diszkrimináció, és nem a megerősítés produktuma. Később, a megerősítés természetével kapcsolatos nézeteink kifejtése során rá fogunk mutatni arra, hogy az a gátló funkció, amelyet itt a diszkriminációért teszünk felelőssé, tulajdonképpen a megerősítés pozitív hatásának is nélkülözhetetlen feltétele. Ennek alapján ismételt felmerül az a lehetőség is, amit pillanatnyilag tényekkel nem tudunk kellőképpen alátámasztani, hogy a megerősítés nemcsak a fenti szelektív gátló hatással, hanem közvetlen pozitív hatással is hozzájárul a megerősített inger hatásosságához.

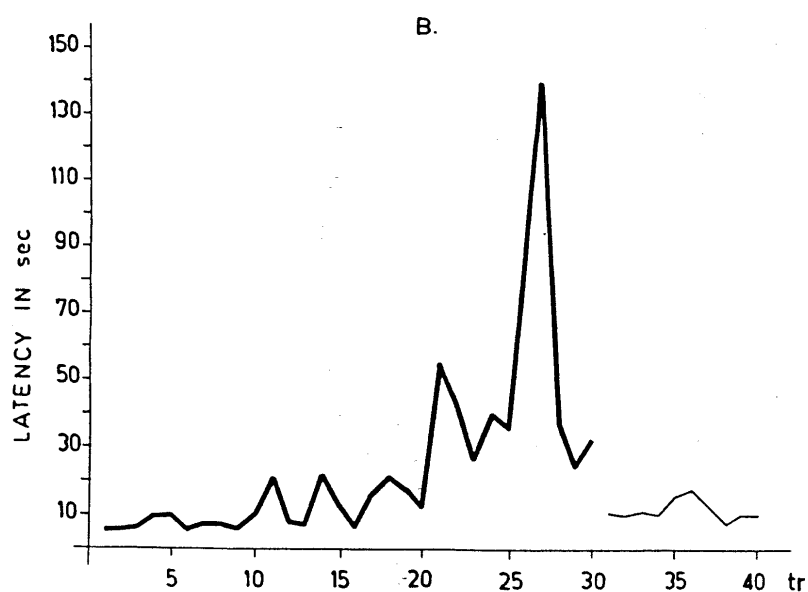
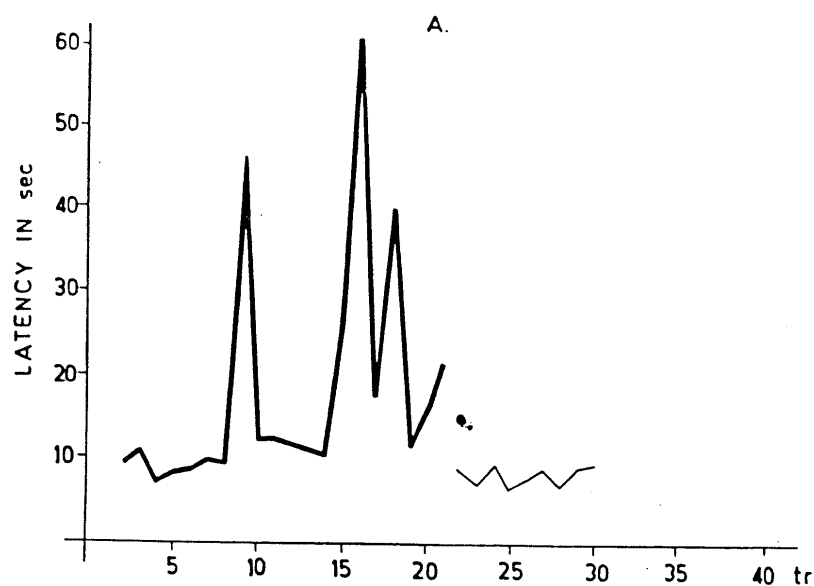
A fenti gondolatmenethez hasonló nézeteket az angolszász pszichológiai irodalomban, a pavlovi procedúra kritikai elemzése kapcsán **Rescorla** (1967) fejtett ki. Álláspontja lényege abban az állításban fejeződik ki, véleményünk szerint nem egészen szerencsés formában, hogy a feltételes kapcsolat képződésében nem az ingerek (CS és US) párosítása, hanem kontingenciája a döntő. A kontingencia a statisztikából átvett fogalom, amely „két változó viszonyának mértéké”-re utal (**Chapman** 1971; 108. oldal). A kontingencia ebben az értelemben lényegében a fentiekben általunk kifejtett folyamatokra is utal, vagy utalhat. Mellesleg többé-kevésbé explicit módon **Rescorla** diszkussziójában is a gátlás szerep jut kifejezésre. A jelenlegi irodalomban előszeretettel használt kontingencia fogalmát azonban ennek ellenére azért nem tartjuk szerencsésnek, mert a teljes magyarázat hamis evidenciaélményét keltve inkább lezárja, mint feltárja a biológiai analízis további útjait.

A DisCS másodlagos megerősítő hatása

A kondicionálás utolsó (automatikus) stádiumában, annak szisztematikus ellenőrzése kapcsán, hogy milyen változásokat okoz a DisCS különböző időpontokban történő prezentálása, az alábbi meglepő megfigyelést tettünk.

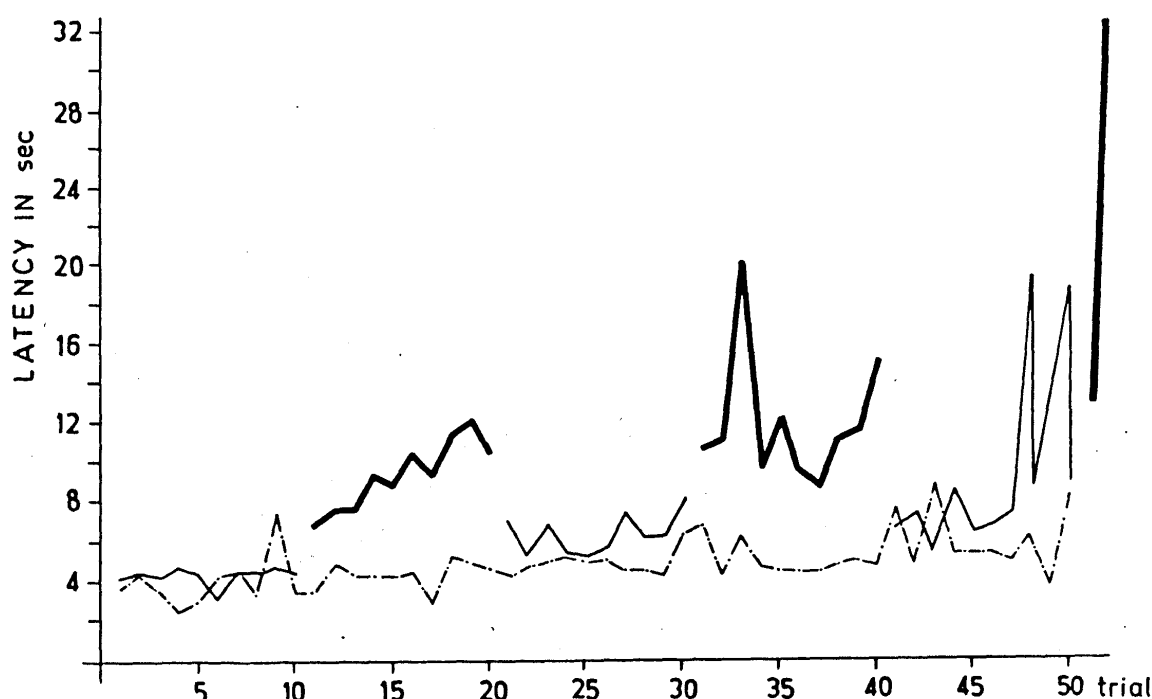
Ha az ingert következetesen az állatnak a starthelyre történő visszaérkezését követő egy másodpercen belül prezentáltuk, akkor átlagban 10 társítás után, kezdetben

fokozatosan később rohamosan nőni kezdett a célválasz latenciaideje, kb. 20-25 további társítás után teljesen megszűnt (26. ábra).



26. Ábra. A megközelítő válasz latenciájának változásai két állatnál (A és B) akkor, ha a térben diszkontiguus hanginger a starthelyre érkezés után 1 másodpercen belül közöltük (vastag vonal). Ha a szignált a starthelyre érkezés után több mint egy másodperccel közöltük, a megközelítő válasz latenciája azonnal a kiindulási értékre csökkent.

Ha a felugrás után több mint egy másodperccel adtuk a DisCS-t, akkor változatlanul a korábban leírt rövid latenciájú célválaszok két formája jelentkezett. Ha a szignált tízes csoportokban, váltogatva a felugrás után egy másodpercen túl és belül prezentáltuk, akkor annak megfelelő csoportokban váltogatták egymást a rövid és hosszú latenciájú válaszok (27. ábra).



27. Ábra. A megközelítő válasz latenciájának ingadozásai akkor, ha a szignált a starthelyre érkezés után váltakozva egy másodpercen belül vagy azon túl közöltük. A szaggatott-pontozott vonal ugyanebben a kondicionálási stádiumban, ugyanennél az állatnál olyan kísérletben felvett latenciaidőket mutatja, ahol a szignált következetesen 1 másodpercnél hosszabb várakozás után közöljük.

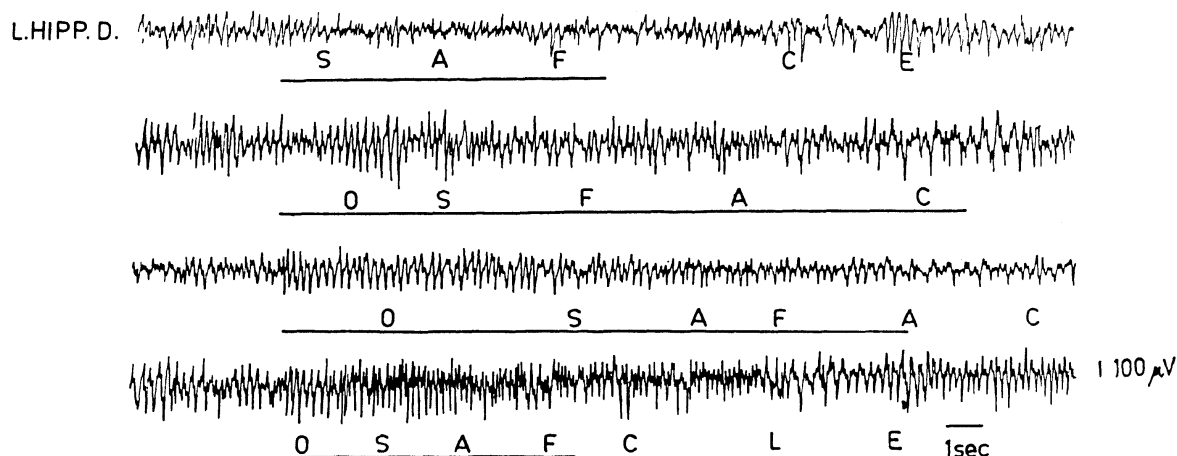
A jelenséget kísérő magatartási tünetek megfigyelése alapján határozottan meggyőződünk arról, hogy a célválasz eltűnését ezúttal is orientáció, de nem a DisCS-re irányuló orientáció okozza. A hangforrást ezúttal teljesen negligálja az állat, ellenben egyre határozottabban és intenzívebben explorálja különösen az emelt platform szélét és azokat a helyeket, amelyeket közvetlenül az inger prezentálás előtt érintett meg vagy látott.

Ez a megfigyelés, a rejtélyes egy sekundumos feltétel, továbbá az a tény, hogy ilyen hatás csak stabilis diszkriminált ingerrel volt elérhető, azt sugallta, hogy a DisCS másodlagos megerősítő hatásaként kell értékelnünk a jelenséget. A start-platformra történő felugrás határozott motoros reakció, amelyet az állta is biztosan képes érzékelni. Ha ezt a választ a megerősítő hatású szignál a megerősítés az optimumnak számító egy sekundumon belül követik, akkor ennek eredményeként feltételes orientációs válasz jelentkezik azokra az ingerekre, amelyek a kritikus időben hatottak az állatra. Ez az orientációs válasz ugyanúgy, mint korábban a szignálra irányított válasz, várhatóan ismét interferál a célválasszal. Ha helytáll ez az értelmezés, akkor még az vár magyarázatra, hogy a starthelyen tartózkodó állatnál a felugrást követően később adott szignál miért nem produkál hasonló hatásokat. Valószínűnek tartjuk, hogy azért, mert egyrészt az állat a starthelyen alig végez mozgásokat, vagy jellemző mozgásokat, másrészt pedig azért, mert az inger nem ugyanazt a választ követi szisztematikusan. (A felugrás esetében könnyű volt a megerősítést következetesen vele kontiguitásban prezentálni). Az érvelés ellenőrzésére két állatnál következő kísérletet végeztük. Egyik esetben következetesen akkor alkalmaztuk a DisCS-t, amikor az állat starthelyen felfüggesztett papírdobozt tájékozódási céllal az orrával megérintette. Az eljárás eredményeként kb. azonos számú társítás után, mint a felugrás esetében, az állat spontán is a dobozt kezdte böködni az orrával és a célválasz átmenetileg elnyomódott. A másik esetben, amikor spontán végzett fejhajtási, választ párosítottuk következetesen a hangingerrel, 10-15 társítást követően a fejhajtási válaszból spontán is ismételt instrumentális válasz lett, és a célválasz átmenetileg ebben az esetben is szuppressziót szenvedett.

Úgy véljük, hogy e kísérletek egyértelműen megerősítik az eredeti jelenségnek másodlagos megerősítési hatásként történő interpretációját. Ha pedig ez helyt áll, akkor másodlagos megerősítésre is kiterjeszthetjük azt az alapvető konklúziót, amelyet a primer feltételes szignál és primer megerősítés viszonyát illető tények kínálnak, nevezetesen, hogy a tanulási folyamat időben mindig előre felé és nem fordítva halad. Tehát a megerősítés hatására mindig az az inger válik a magatartás elsődleges céljává és irányító ágensévé, amelyik megelőzi a megerősítést.

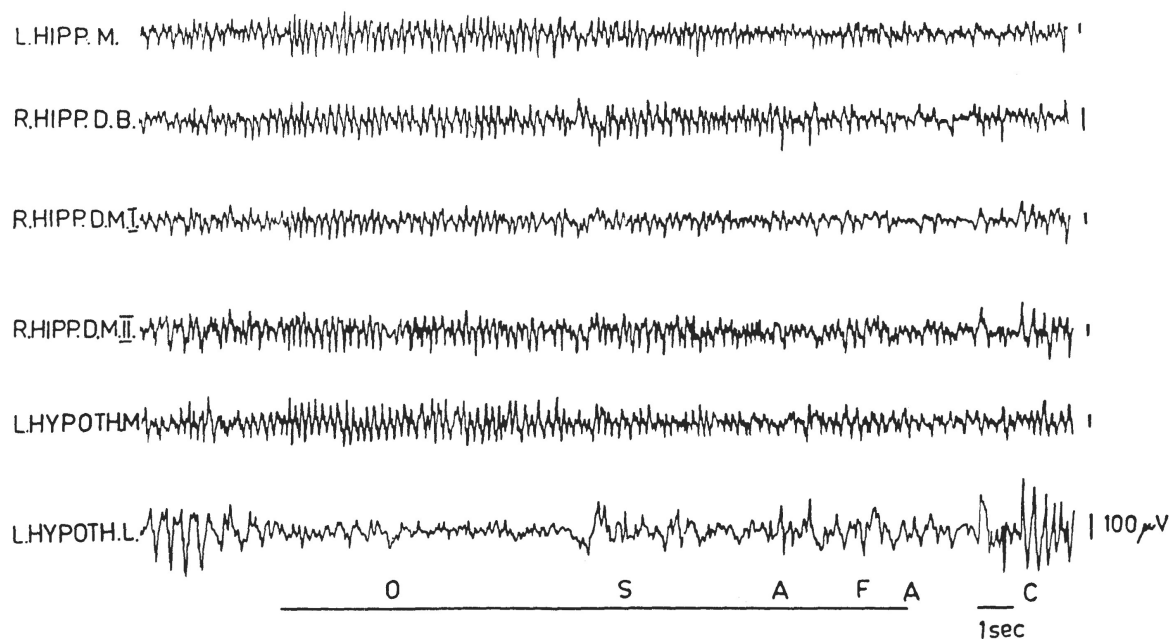
Térbeni diszkontiguitás elektrofiziológiai jelenségei

A tréningnek abban a stádiumában, amikor a DisCS-t első alkalmakkor párosítottuk a spontán végzett megközelítő reakciókkal, **az inger hatására** nem észleltünk jellemző változásokat. A megközelítő válasz alatt elszórtan jelentkező lassú hullámoktól eltekintve desynchronizáció uralta a képet (28. ábra, legfelső görbe).



28. Ábra. A dorzális hippocampus elektromos aktivitásának változásai térbeni diszkontiguitásos kondicionálás különböző stádiumaiban. Felülről lefelé haladó sorrendben: 1. kezdő stádium, a DisCS még hatástalan; 2. az orientáció jelentkezésének stádiuma; 3. a konfliktus kialakulásának kezdeti jelei; 4. a rövid latenciájú megközelítő válasz jelentkezésének kezdeti stádiuma. S: start; A: arrest reakció az etető előtt; F: etetőre lépés; C: táplálék elfogyasztás; E: exploráció; L: ajaknyalás; O: orientáció.

Az orientációs válasz megjelenésének időpontjában a hippocampális theta aktivitás a futások közti időszakban is kifejezettebbé vált, a DisCS-re irányított orientáció alatt pedig általában progresszíven növekvő amplitúdójú, markáns 5/sec-os theta ritmus jelentkezett (28. ábra, felülről második görbe). A későbbiekben, ahogy az orientáció tartama részben az egész környezetre irányuló diffúz orientáció miatt is fokozódott, a korábbinál valamivel alacsonyabb amplitúdójú, de folyamatos, organizált, 5/sec-os theta aktivitás jellemezte az orientációs magatartás egész tartamát (28. ábra, felülről a harmadik görbe; 29. ábra).

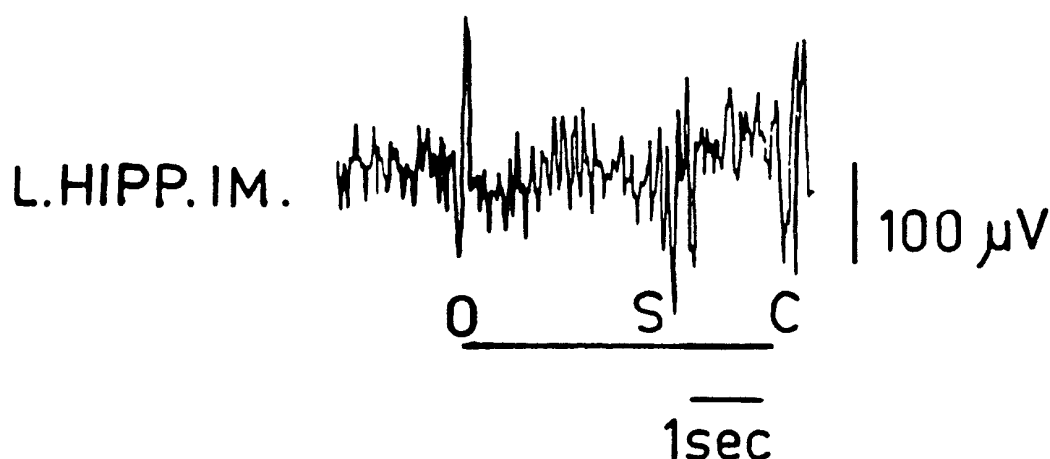


29. Ábra. A hippocampus különböző régióinak és a medialis és laterális hypothalamus régiók elektromos aktivitása a konfliktus tüneteinek első jelentkezésekor. Jelölések mint a 28. ábrán.

Markáns theta aktivitást regisztráltunk az orientációs válasz dominálásakor a medialis hypothalamusból is, de desynchronizált vagy szabálytalan, alacsony amplitúdójú aktivitást a laterális hypothalamusból. (29. ábra). A kísérletnek azt a stádiumát, amelyet korábban konfliktusként írtunk le szintén a 29. ábrán demonstrált kép jellemezte, azzal a különbséggel, hogy az inger tartós prezentálásakor és az orientációs aktivitás fokozatos csillapodásával arányosan az aktivitás az éber nyugalomra jellemző, kevésbé organizált, kevert típusú képet mutatta.

A kísérletnek abban a stádiumában, amikor az orientációs válasz tartama csökkent és határozott célválaszok jelentkeztek, a hippocampális aktivitásban az alábbi jellemző változások voltak megfigyelhetők. Azzal arányosan ahogy a megközelítő válasz egyre biztosabbá és gyorsabbá vált, és ahogy az állat közeledett a cél felé, a theta aktivitás frekvenciája 6-7/sec-ig nőtt, és egyre több gyors komponens jelent meg az egyes hullámok közti periódusban. E progresszíven kialakuló változás eredményeként abban a stádiumban amikor az állat az etetőszerkezethez érkezett az aktivitás kimerítette a desynchronizáció kritériumát (28. ábra, legalsó görbe).

A kondicionálás utolsó stádiumában, (nem overtraining) a rövid latenciájú célválaszok megjelenésekor, azokban az esetekben is, amikor a DisCS fázikus orientációs fejmozgást váltott ki, a 30 ábrán bemutatott változásokat észleltük.



30. Ábra. Automatikus megközelítő választ kísérő elektromos aktivitás a dorsalis hippocampusban.

A szignál bekapcsolásakor egyetlen, nagy amplitúdójú, kiváltott potenciálra emlékeztető hullám jelentkezett, ezt egy rövid de igen határozott, 10-12/sec-os, vagy frekvensebb, alacsony amplitúdójú aktivitási minta követte. Esetenként a starthely elhagyását közvetlenül megelőzően rövid tartalmú 7/sec-os theta burst jelentkezett.

Korábbi kísérleteinkkel ellentétben tehát most azt kellett megállapítanunk, hogy a kondicionálás végső fázisában magát a szignálra irányuló orientációs választ is határozott, a hagyományos kritériumoknak megfelelően desynchronizációnak minősíthető aktivitás kísérte. E tény megállapítására a jelenlegi kísérletben a szignál és a cél térbeni eltávolítása adott lehetőséget. Korábbi kísérleteinkben az automatikus válaszok stádiumában a perzisztáló orientációs választ nem lehetett a célválasztól elkülöníteni. E lelet elméleti konzekvenciáival a későbbiekben részletesebben is foglalkozni fogunk még.

Egyelőre térjünk vissza annak az elektromos képnek az elemzéséhez, amely a diszkriminált célválaszok megjelenésével egyidejűleg jelentkezik, és amelyet a 28. ábra legalsó görbéje reprezentál. E kép gondosabb elemzésével két igen jellemző és törvényszerű változásra leltünk, amelyek érthetetlen módon korábban teljesen elkerülték figyelmünket és másokét is. E jelenségeknek többek közt azért tulajdonítunk nagy jelentőséget, mert ahogy látni fogjuk, mellőzésük teljesen tévútra vezetheti a spontán aktivitás kvantifikált, számítógépes elemzését, illetve az így nyert adatok (pl. spektrum analízisek) teljes revideálását teheti szükségessé.

Az első változás, amelyre utalunk, többek közt a 22. ábrán prezentált hippocampális EEG görbén látható világosan. A DisCS által kiváltott orientáció alatt 5/sec-os monofázisos lassú hullámokból álló, theta aktivitás jelentkezik. A megközelítő válasz alatt, akkor, amikor az állat az L szituáció rövidebb szárában fordulva megpillantja a célt, 6/sec-os, de az előbbinél kb. 30-50%-al rövidebb tartamú individuális hullámokból álló theta aktivitás tűnik fel.

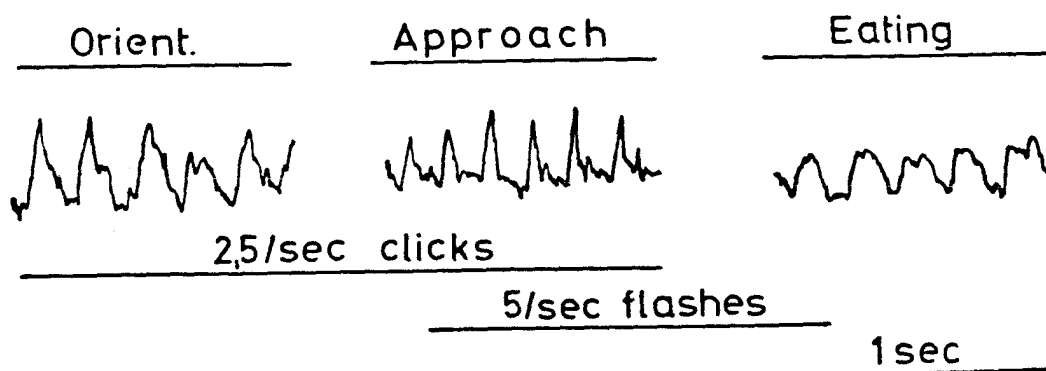
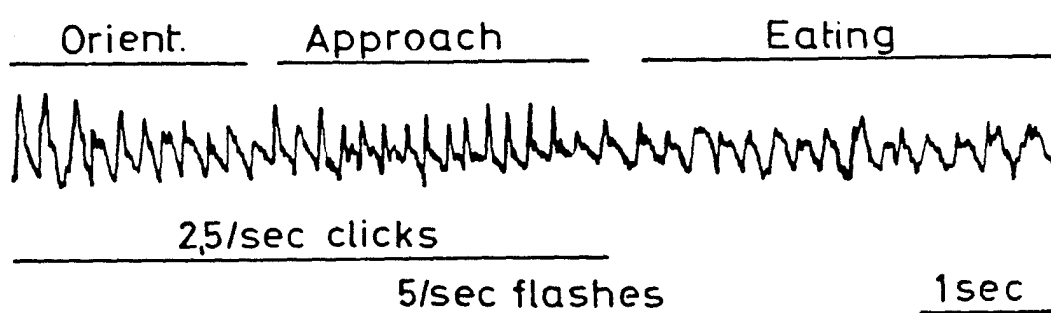
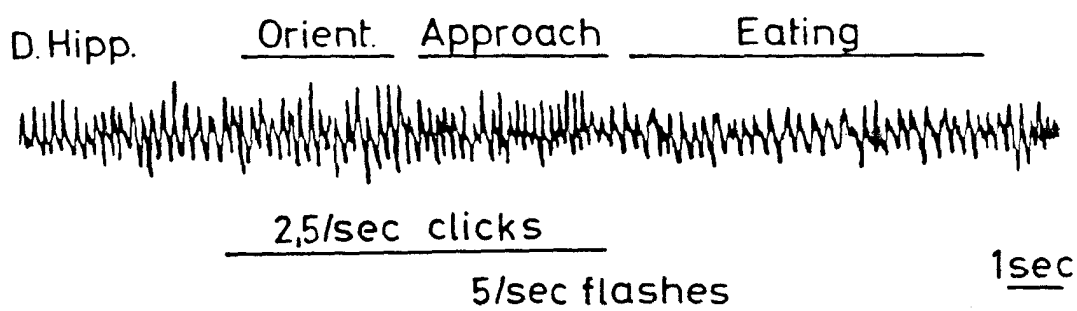
Az egyes hullámok tartamának csökkenéséhez számos esetben jelentős amplitúdó fokozódás is társul (mint pl. a 4. ábrán) ami tüskeszerű alakot kölcsönöz a hullámoknak. Az a tény, hogy a spikeszerű hullámok polaritása mindig azonos volt az ugyanazon lókuszból regisztrálható tipikus theta hullámok polaritásával, továbbá, hogy a két aktivitási forma fokozatos átmenetet mutatott, kétségtelenné tette számunkra, hogy ugyanazon mechanizmus mennyiségi változásairól van szó. Funkcionális jelentőségét tekintve jelenlegi, és újraelemzett régiebbi kísérleteink alapján arra a következtetésre jutottunk, hogy a theta hullám tartamának csökkenése azoknak az ingereknek az információ hordozó sajátágaival függ össze, amelyeknek a hatása alatt áll az állat jelentkezésünk idején. Tehát minél biztosabb jelentőségű az inger, annál rövidebb a theta hullám tartama. Ezért jelentkezik pl. a jelenlegi kísérleti szituációban elsősorban akkor, amikor az állat az etető ingereinek hatása alá kerül. Pillanatnyilag nehéz választ adni arra, hogy a theta hullámok tartamának csökkenése milyen összefüggésben van a desynchronizált aktivitással. Nem tartjuk kizártnak, hogy a desynchronizációs minta tulajdonképpen a theta és desynchronizáció közti fokozatos átmenet végső fejlődési stádiumának felel meg. A megerősítési fejezetekben ismertetendő elektromos ingerlési tények szintén ezt az értelmezést támogatják.

A leírt változás következetesen megfigyelhető volt minden olyan szituációban, amely általában a theta frekvencia fokozódását okozta. A jelenlegi irodalom csak az utóbbi változást tartja számon, tapasztalatunk szerint helytelenül, mert a hullámok tartamának rövidülése jellemzőbb változás a frekvenciaváltozásnál és gyakran korábban, tehát az utóbbi nélkül is jelentkezhethet. Kétségtelenül megállapíthattuk azt is, hogy a jelenség a leírt, feltűnő formában csak meghatározott elektród lokalizációk esetén figyelhető meg. A legmarkánsabb változásokat a dorsalis hippocampusból regisztráltuk, de sajnos a közelebbi lokalizációt illetően jelenlegi adataink nem adnak megbízható támpontokat.

A hippocampális aktivitás spektrum-analízissel nyert adataiban természetesen az egyes hullámok tartamváltozásai vagy egyáltalán nem, vagy csak közvetve, annyiban jutnak kifejezésre amennyiben e változás a frekvenciaváltozással korrelál. Ahogy azonban említettük már, ez az összefüggés következetesen nem áll fenn.

A hippocampális theta tevékenység változásának másik jellemző és eddig nem ismert formájára akkor lettünk figyelmesek, amikor a spontán hippocampális aktivitás kvantifikált elemzésére olyan komputer programot akartunk szerkeszteni, amelyik a fent leírt alakváltozást is figyelembe veszi. Hogy ez végül is sikertelen maradt, abban az játszott főszerepet, hogy a provizorikus programok ellenőrzése során bukkantunk rá erre az új komplikáló jelenségre.

Digitalizált spontán aktivitási periódusok erősen felnagyított oszcilloszkópos visszajátszásai során tűnt fel, hogy bizonyos lókuszos aktivitása a megközelítő válasz három jól definiálható fázisát, két ellentétes polaritású és alakú hullám komponens szelektív és kombinált megjelenése jellemzi (31. ábra).



31. Ábra. A dorsalis hippocampalis elektromos aktivitás három jellemző alaki változása megközelítő válasz alatt, három különböző sebességgel regisztrálva. A DisCS-re irányuló orientáció alatt bifázisos hullámok jelentkeznek, a megközelítés során a cél megpillantását követően a hullámok lefelé irányuló, lassú komponensei eltűnnek, az evési aktus alatt pedig a felfelé irányuló, gyorsabb komponens tűnik el és csak a lefelé irányuló lassú komponens marad meg. A flicker, mely a cél konstans ingere, önmagában nem befolyásolja az aktivitást.

A DisCS prezentálásának hatására jelentkező orientációs válasz alatt bifázisos, ellentétes polaritású gyorsabb és lassabb komponensből álló komplex hullámminta jelentkezett. A megközelítő válasz alatt, a cél megpillantását követően e komplexusból a lassúbb komponens fokozatosan eltűnt és csak a tüskeszerű, gyors komponens maradt meg. Végül az etetőnél egy következetesen jelentkező lassú DC eltolódás háttérében a tüskeszerű hullámok fokozatosan eltűntek, és az ellentétes polaritású lassú hullámok tértek vissza és uralták a képet az evés alatt.

E sajátos, komplex változást a korábban leírt jelenséghez hasonlóan visszamenőleg régebbi kísérleteinkben is megtaláltuk és hasonló magatartási korrelációt állapíthattunk meg ott is mint a jelenlegiben. (Jól látható pl. ez az összetett hullámkomplexus a jelenlegi 29. ábrán, a medialis hypothalamusból regisztrált aktivitás esetében is, és számos szerző, patkány hippocampusból regisztrált görbéin).

Az ismertetett komplex elektromos jelenség sokkal súlyosabb problémaként tűnteti fel a hippocampális theta ritmus funkcionális értékelését, mint ahogy a pillanatnyilag látszik. A komplex hullámformában szereplő eltérő polaritású komponensek ugyanannál az állatnál bizonyos elektródlokalizációk esetében önálló, más lókuszek esetében pedig együttesen is jelentkezhetnek. A magatartási korreláció és hullámok hasonlósága alapján valószínű, hogy pl. a korábban leírt és a kondicionálás alatt fokozatosan tüskeszerűvé váló hullám a most leírt komplexus gyorsabbik komponensének felel meg. A két komponens együttes megjelenése és szisztematikus változásaik arra utalnak, hogy keletkezésüket tekintve egymással funkcionális kölcsönhatásban álló, de önálló, és esetleg antagonisztikus mechanizmusok termékei. A magatartási korreláció valószínűvé teszi azt is, hogy a komplex és a szerencsés elektródlokalizáció esetében elvezethető elektromos minta, tükrözi legteljesebben a hippocampusban folyó integrációs folyamatokat. (Hogy mi ez a szerencsés elektródlokalizáció, azt sajnos jelenlegi adataink alapján nem tudjuk pontosabban definiálni. A 31. ábrán bemutatott reprezentatív ábrát egy még élő állatról felvett regisztrátum alapján készítettük. (Ha tehát feltételezzük, hogy e komplex hullámforma reprezentálja a theta ritmus mögött álló mechanizmus egészét, és tekintetbe vesszük, hogy a regisztrálása mennyire kényes lokalizációs feltételekről függ, akkor a theta ritmus funkcionális lehetőségét illető megállapítások többségét

fenntartásokkal kell fogadnunk. A theta aktivitással foglalkozó szerzők többsége, magukat sem kivéve, eddig csak a frekvencia és amplitúdó változásokat értékelte. Ez az alábbi szempont miatt lehet súlyosan félrevezető.

A fent bemutatott reprezentatív esetben, ha eltekintünk a hullám morfológiai változásoktól, és csak a frekvenciaváltozásokat értékeljük, akkor egyrészt nem kapunk a definiálható magatartásváltozásokkal arányban álló változásokat, másrészt azt fogjuk találni, hogy eltérő magatartási minták azonos frekvenciákkal korrelálnak. A 31. ábrán világosan megállapítható, hogy a DisCS által indukált orientáció alatt 5/sec-os, a cél megközelítésekor 6/sec-os, a konzummatív aktus alatt pedig ismét 5/sec-os aktivitás jelentkezik. A tájékozódás és a konzummatív aktus eszerint ugyanazzal a frekvenciával korrelál. Utóbbi korreláció ellentétben áll legtöbb szerző megállapításával (sajátunkkal is), akik konzummatív aktusok során desynchronizált aktivitást regisztráltak. (A gyakran észlelhető lassú hullámokat a táplálkozással, (rágással, nyeléssel, nyálzással) együtt járó mozgási artefaktokkal szokás kapcsolatba hozni. A bemutatott esetben ez az izomartefaktok segítségével biztosan kizárható volt). Nyilvánvalónak látszik, hogy a hippocampális lókuszek többsége konzummatív aktusok alatt desynchronizált aktivitást mutat, bizonyos ritkábban megvalósuló elektród konstellációk pedig lassú hullámokat mutatnak. Megjegyezzük, hogy a 31. ábrán bemutatott állatnál a hippocampus egy másik pontja ebben az esetben is desynchronizált aktivitást mutatott evés alatt. A hippocampusból regisztrált ritmikus aktivitást tehát kizárólag frekvencia alapján theta aktivitásnak minősíteni illuzórikus, mert lehetséges, hogy homlokegyenest ellentétes mechanizmusokat reprezentáló aktivitásokat azonosítunk. E tények talán érthetőbbé teszik, hogy miért maradt a theta ritmus funkcionális jelentőségével kapcsolatos irodalmi diszkrepanciák többsége feloldhatatlan.

A theta aktivitás amplitúdó-változásainak önálló értékelése hasonló csapdákat rejthet. Ismét a 31. ábrára utalva, jól látható, hogy ez inger hatása alatt a theta ritmus amplitúdója fokozatosan nő. Ez jó egyezésben lenne azzal, hogy orientációs mozgás sebessége ebben a periódusban fokozódott. Az aktivitás amplitúdója azonban a következő fázisban csökkenni kezd, holott a cél felé közelítő állapot mozgási sebessége továbbra is fokozatosan nőtt. Ha a hullámmorfológiai változásokat is tekintetbe

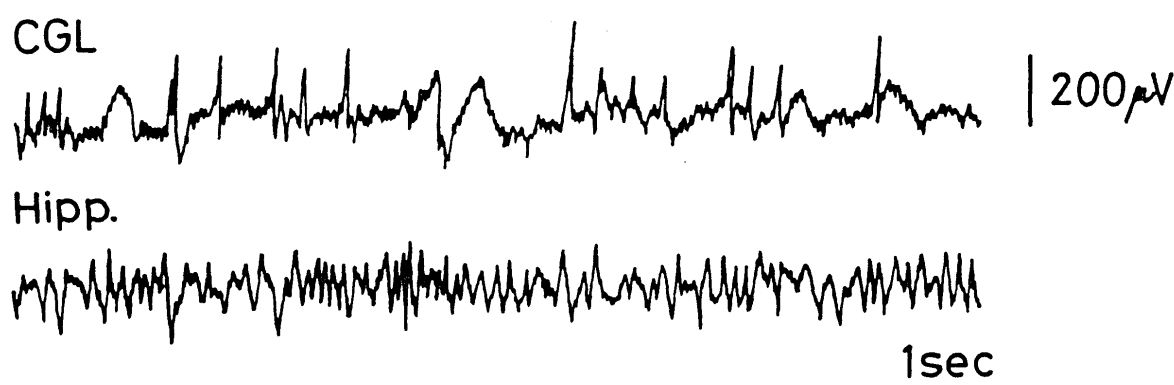
vesszük, akkor nyilvánvalóvá válik, hogy a totális amplitúdó csökkenést a lassú hullám komponens fokozatos eltűnése okozza. A gyors spike-szerű komponens amplitúdója egyáltalán nem csökken, sőt a mozgás sebességnövekedésével arányosan fokozódik, ha nem is éri el a két komponens együttes amplitúdó értékét.

Az ismertett tények valószínűvé teszik, hogy a hippocampális theta ritmus az általános felfogással ellentétben összetett, több komponensből álló jelenség, és hogy e komponensek alak, frekvencia és amplitúdó paramétereinek kvantitatív változásai eddig nem is sejtett flexibilitással tükrözik a hippocampális integráció különböző aspektusait. Magatartási adataink alapján hipotetizálva és első durva megközelítésben úgy véljük, hogy a két komponens együttes megjelenése a hippocampus működésre kész állapotát jelzi (hasonlóan a neocorticalis alfa aktivitáshoz). A gyors, tüskeszerű komponens izolált megjelenése (és tartamának fokozatos csökkenése) azt az állapotot tükrözné, amikor az állat cselekvése diszkriminált szignálra irányul (vagy ilyen szignál irányítása alatt áll). A lassú komponens izolált megjelenésekor pedig inaktív vagy gátolt állapotban lenne hippocampus. Az egyes komponensek amplitúdó változásai feltételezhetően a kérdéses funkció ezzel arányos intenzitás változásait tükrözik. Ilyen értelemben a készenléti minta sem szükségszerűen indifferens működési állapotot, hanem pl. a gyors komponens megrendelő amplitúdó növekedése esetén már a diszkriminált ingerhatás egy meghatározott fokát tükrözheti. E feltételezést elsősorban kvantifikált korrelációs elemzések hivatottak igazolni. A különböző minőségű paraméterek miatt ez a korábbinál lényegesen súlyosabb, de nem megoldhatatlan számítógépes programozási feladatot jelent.

Addig is, amíg e komplex változások mennyiségi elemzése rutin feladattá válik, a félreértések csökkenése érdekében tanácsosnak látszana minden esetben kísérletet tenni a regisztrált elektromos változás típusának minőségi értékelésére. A hippocampális elektromos aktivitás funkcionális értékelésében a végső szó természetesen csak akkor mondható ki, ha az egyes hullámkomponensek genezisében szereplő mechanizmust analitikus neurofiziológiai módszerek tisztázzák. Ennek viszont az is feltétele, hogy az analitikus neurofiziológia e komponensekről tudomást szerezzen. Pillanatnyilag t.i. ugyanúgy homogén theta mechanizmussal számol csak, mint a magatartás-fiziológia.

Elektromos jelenségek a corpus geniculatum lateraleban kondicionálás során (a PGO hullám).

A kondicionálásnak abban a stádiumában, amikor magatartási szempontból az orientációs válasz uralja a képet, a corpus geniculatum lateraleban (CGL) nagy amplitúdójú monofázisos, negatív, a szokásos EEG regisztrálási sebességnél lassú spike-knek látszó hullámok váltak feltűnővé. (32. ábra).



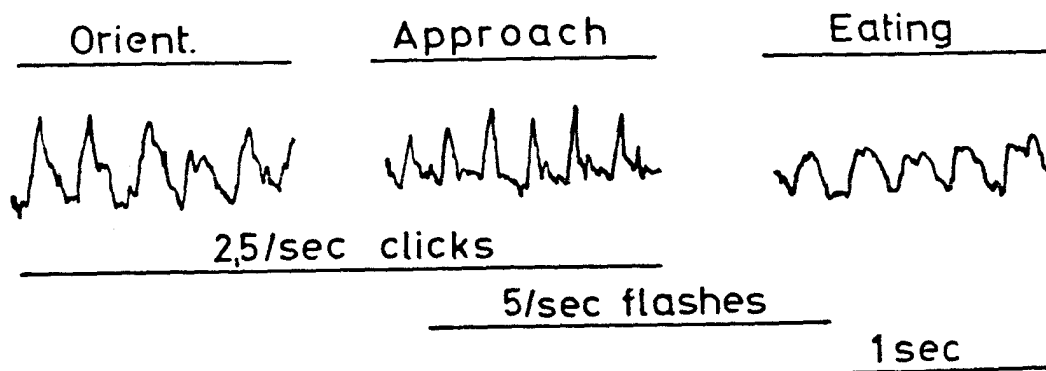
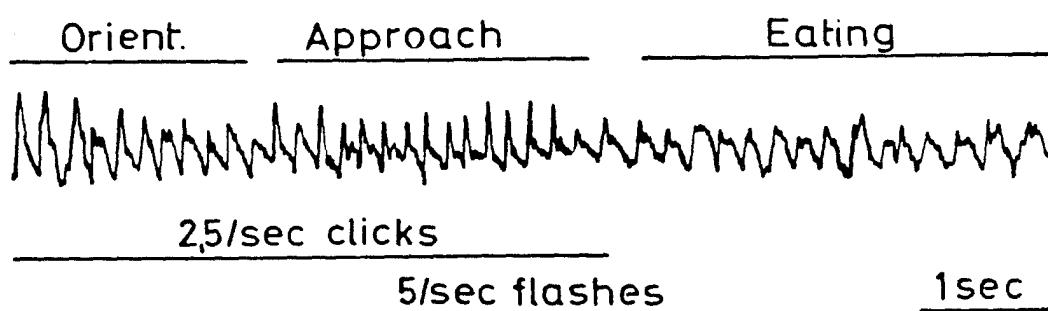
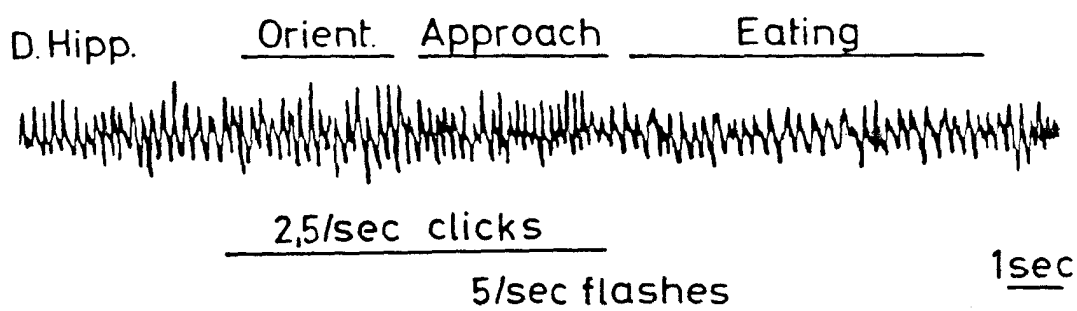
32. Ábra. A diszkontiguitásos kondicionálásnak abban a stádiumában, amikor diszkriminált válaszok kezdenek megjelenni, nagy amplitúdójú meredek hullámok jelentkeznek egyre szaporábban a corpus geniculatum lateraleban. A DisCS kopogó hanginger.

Mivel e szokatlanul nagy amplitúdójú hullámok frekvensen, de teljesen szabálytalanul az ingerlések közti szünetekben és alatt egyaránt jelentkeztek, és magatartási mozzanatokkal nem mutattak egyértelműen kapcsolatot, először epilepsziás jelenségre gondoltunk (amit az elektródák okozta sérülésnek tulajdoníthattunk). Ez ellen csupán az szólt, hogy négy állatnál pontosan egy időben, azonos kísérleti stádiumban és ugyanazon struktúrában volt megfigyelhető a jelenség. Két esetünkben kevésbé markáns formában a CGL hullámaival egy időben a vizuális kéregből és egyes thalamus struktúrákból is regisztráltunk hasonló potenciálokat. Az epilepszia miatti aggályt a kísérlet folytatása során hamarosan eloszlatta az a megfigyelés, hogy annak

arányában ahogy a diszkrimináció megközelítette a kritériumot, a hullámok a futások közti időben majdnem teljesen eltűntek és szabályos csoportokban rendeződve csak az inger prezentálása alatt jelentek meg. (32. ábra). Ezt követően a jelenség a kísérlet egész további tartama alatt, overtrainin során is (1000 társítás, változatlanul és igen prenális formában perzisztált).

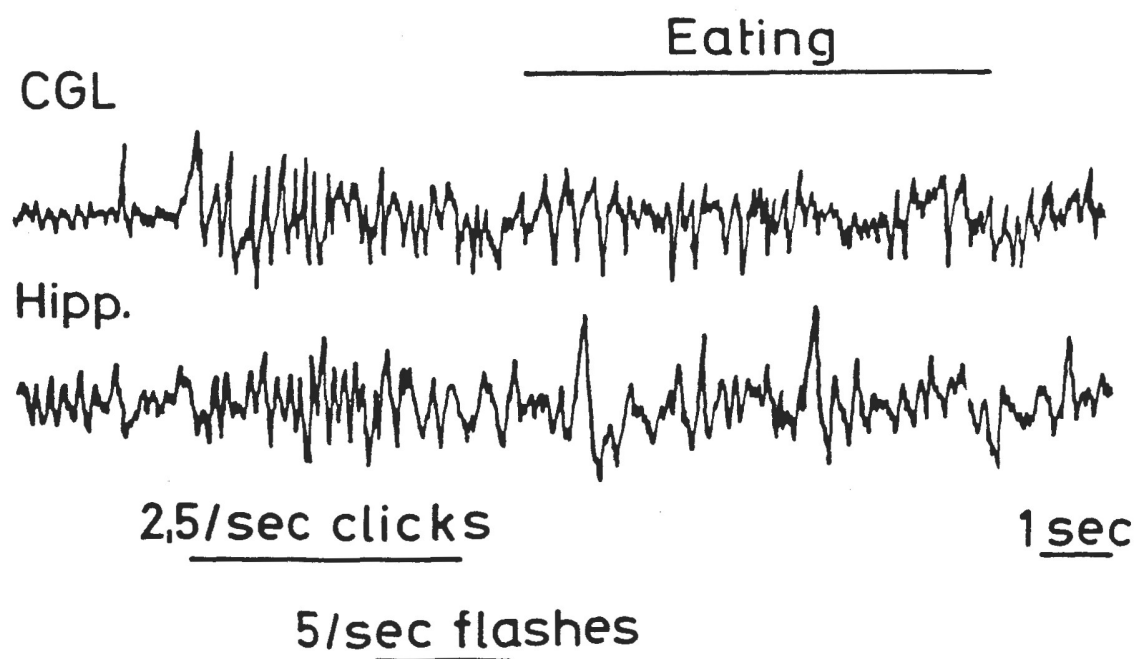
A hullámok alaki sajátosságai (monofázisos volta, negatív polaritása, tartama), lokalizációja, továbbá az a tény, hogy esetenként láthatóan gyors szemmozgásokkal egyidejűleg jelentkeztek végül is realizáltuk, hogy a saccadicus szemmozgásokat kísérő speciális, először az alvás paradox stádiumában majd éber állatnál is megfigyelt pontogeniculó occipitális (PGO) hullámokról van szó (**Jouvet és Michel**, 1959; **Brooks és Bizzi**, 1963). Ezt az identifikálást később, electrooculográphiás regisztrálással kiegészített kísérleteink teljes mértékben megerősítették.

Ahogy a 33. ábrán jól látható, feltételes szignál közlését követően a PGO hullámok az esetek többségében két jól elkülönülő csoportban jelennek meg.



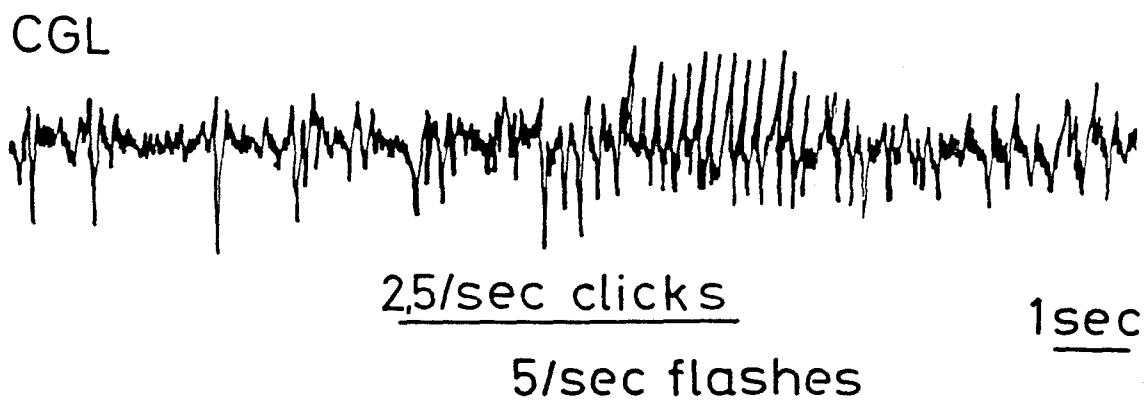
33. Ábra. A diszkriminált válaszok stabilizálódásakor a CGL-ben a nagy amplitúdójú meredek hullámok a DisCS prezentálása alatt, csoportosan jelentkeznek. Az A ábrán nyilakkal jelzett periódus, nagyobb sebességgel regisztrált képen jól látható, hogy a hullámok három elkülönülő csoportja látszik, amelyek a DisCS-re irányuló orientációs válasznak (A); és cél felé fordulásnak (B) és a cél megközelítésének (C) felelnek meg. D az evés periódust jelzi. A dorsalis hippocampusban esetenként azonos frekvenciájú hullámok (theta) jelentkeznek, mint a CGL-ben.

A video-magnetofonos regisztrálás alapján határozottan megállapíthattuk, hogy az első csoport a DisCS-re irányuló orientáció, a második csoport pedig akkor jelentkezik, amikor az állat az L szituáció rövidebbik folyosójába lépve megpillantja a célt. A második csoport hullámai többnyire szaporábbak voltak, mint az elsőé, az általunk észlelt maximális frekvencia 7/sec volt. A hullámok általában röviddel a cél elérése előtt megszűntek, az evési aktus alatt soha nem észleltük őket. Egyes állatoknál a táplálkozás alatt a PGO hullámokkal ellentétes polaritású és ugyancsak jelentős amplitúdójú jelentőségüket tekintve azonban teljes ismeretlen hullámok mutatkoztak (34. ábra).



34. Ábra. Esetenként a CGL-ben evés alatt nagy amplitúdójú, monofázisos hullámok jelentkeznek. Ezek polaritása mindig megegyezik a bifázisos CGL hullámok lassú komponensének polaritásával.

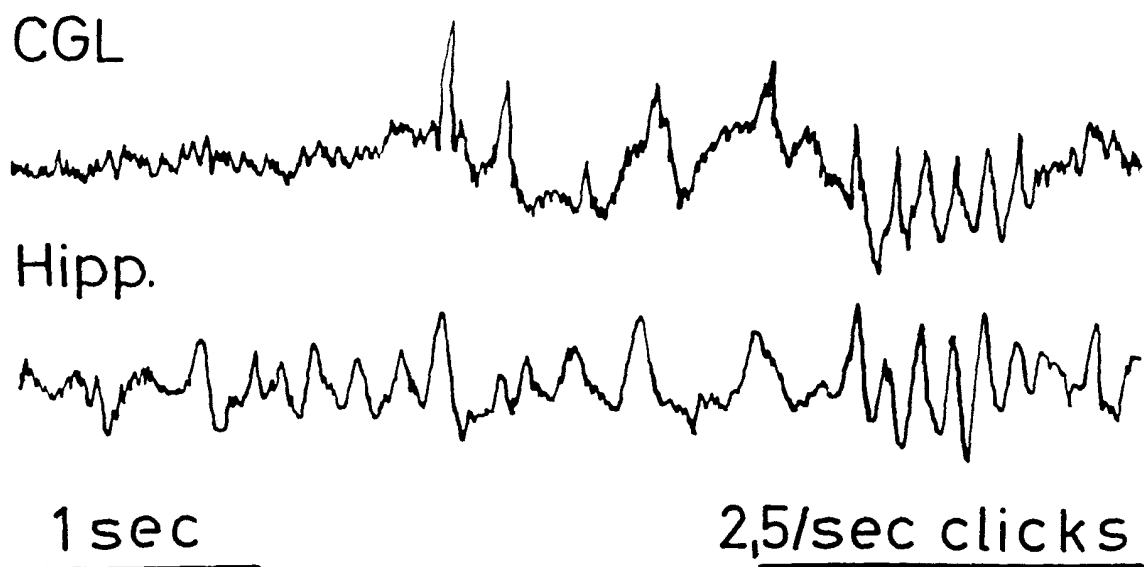
Határozottan különbözött a célnál alkalmazott 5/sec-os flicker által kiváltott potenciál alakja a PGO-tól. (35. ábra).



35. Ábra. A CGL-ben észlelt nagy amplitúdójú bifázisos hullámok és a flicker által ugyanitt kiváltott nagy amplitúdójú kiváltott potenciálok alakilag (polaritás szekvencia) és amplitúdóban egyaránt különböznek. Lásd az inger közlése előtti szakaszt és a fényinger közlésének második szakaszát.

Azon tény alapján, hogy a PGO hullámok frekvenciája esetenként azonos volt célt jelző flickerével, az a gondolat is felmerült bennünk, hogy a DisCS a célra emlékezteti az állatot, tehát hogy a memória frekvencia specifikus korrelátumával állhatunk szemben. Ezt a feltételezést azonban határozottan cáfolta az a lelet, hogy a PGO hullámok olyan kísérletekben is markáns formában jelentkeznek ahol a célt nem jelezte flicker, emellett a PGO hullámok frekvenciája sem egyezett meg következetesen a flickerével.

Szoros összefüggést sikerült megállapítani viszont esetenként a hippocampális theta aktivitás és a PGO hullámok közt. Bár a PGO hullámoknak az ingerlési fázisban történő markáns csoportosulása a kísérletnek abban a stádiumában történt amikor az orientációs választ kísérő theta aktivitás már kevésbé, vagy egyáltalán nem volt jellemző, egyes esetekben a theta a PGO hullámok tökéletes fázis és frekvencia egyezést mutattak (36. ábra).



36. Ábra. A CGL-ben észlelt bifázisos hullámok és a hippocampális theta aktivitás esetenként tökéletes fázisazonosságot mutat. A DisCS prezentálása előtt jelentkező theta aktivitás viszont semmiféle összefüggést nem mutat a CGL aktivitásával.

Hasonló, ha nem is ennyire szoros összefüggést állapított meg a PGO és hippocampális theta aktivitást közt éber macskáknál **Sakai, Sano és Iwahara** (1973), és ugyancsak a két jelenség mechanizmusai közti kapcsolatra mutat és a már régebben ismert tény is, hogy a PGO, a hippocampális theta és a gyors szemmozgások maximumai az alvás paradox stádiumában is egyidejűleg mutatkoznak. A jelenlegi kísérlet azt a határozott impressziót keltette bennünk, hogy a hippocampális theta aktivitás és a PGO hullámok maximumai a tanulás során szekvencialisan váltják egymást. A tanulásnak abban a stádiumában, amikor a DisCS rendezett, tartós, nagy amplitúdójú theta aktivitást okozott, PGO hullámokat vagy bármilyen környezeti vagy magatartási mozzanattal korreláló hullámcsoportokat egyáltalán nem láttunk. A PGO hullámok csoportosulása abban az időben jelentkezett, amikor a hippocampális theta aktivitást kezdte deszinkronizáció felváltani, vagy amikor az aktivitás teljesen jellegtelenné vált. Ez a megfigyelés, amelyet további kísérletek hivatottak megerősíteni, arra utalnak, hogy az orientációs-figyelmi funkciók integrációjában a

hippocampális mechanizmusok csak a tanulás korai szakában kritikus jelentőségűek és később ezt a szerepet más, feltehetően specifikusabb agyi struktúrák veszik át.

Vizsgáljuk meg ezek után röviden, hogy a PGO hullámok eddig ismertetett jellemzői és a mögötte álló elemibb jelenségek és mechanizmusok milyen általánosabb érvényű konklúziókat kínálnak.

Biztosnak tekinthető megállapítás, hogy a PGO hullámok kizárólag csak saccadikus szemmozgásokkal korrelálnak, és nem jelentkeznek követő vagy más típusú lassú szemmozgások alatt. (**Feldman és Cohen, 1968**). Tekintettel arra, hogy a saccad meghatározott környezeti célra irányuló (vagy az által kiváltott), ballisztikus jellegű, tehát amplitúdóját és sebességét tekintve az idegrendszer által előre megtervezett mozgás, alapos okunk van arra, hogy úgy fogjuk fel, mint az orientációs aktivitásnak egy elemi vagy egyik specifikus telereceptorral kapcsolatos komponensét. Ebből következően a PGO hullám az orientációs tevékenység egyik speciális indikátora. A jelenlegi összefüggést illetően ez azt a korábbi magatartási tényekre alapozott állításunkat igazolná, hogy a feltételes szignálra irányuló kondicionált orientációs válasz a kondicionálás legvégső stádiumában is perzisztál. Az ebből eredő további konzekvenciákkal az orientációval kapcsolatos tények összefoglaló értékelésekor fogunk foglalkozni.

A szemmozgásoknak (pl. microsaccadoknak) a látásban betöltött esszenciális szerepe ma már vitán felül álló tény (**Yarbus, 1967; Sharpe, 1972**). Másrészt megállapítást nyert, hogy fokozott intenzitású figyelmi állapotokban, még olyankor is, ha a figyelem nem vizuális természetű folyamatokra irányul (pl. fejben végzett szorzási műveletek) a saccadikus mozgások frekvenciája szignifikánsan megnő (**Amadeo és Shaggas, 1963; Lorens és Darrow, 1962**). E tények egyrészt aláhúzzák a saccadikus szemmozgások specifikus szerepét a tanulásban, másrészt megerősítik azt a nézetünket, hogy lényegében orientációs típusú aktivitásról van szó. A saccad kapcsán észlelt elemibb vizuális funkcionális változások, továbbá a PGO hullám mechanizmusával kapcsolatos tények ezen túlmenően konkrétebb következtetésekre is módot nyújtanak.

Megállapítást nyert (**Zuber és Stark, 1966**), hogy röviddel (kb. 40 msec) a saccadikus szemmozgást megelőzően és a mozgás alatt a vizuális percepció jelentős,

esetenként teljes szuppressziót szenved. A percepció készség a saccad lezajlásának a végén tér vissza tehát azt a retinális képet érzékeli a szubjektum, amelynek az objektumár a saccad irányult. A saccad alatti szuppresszió plauzibilis magyarázatot ad arra a régóta ismert és sokat vitatott jelenségre, hogy a szemmozgás közben folyamatosan elmozduló kép ellenére miért látunk élesen, (illetve, hogy miért ne kenődik el a mozgó retinális kép) (**Dodge**, 1905), másrészt, hogy akaratlagos saccadok alatt miért nem érzékeljük a környezetnek a szemmozgással ellentétes irányba történő mozgását, ahogy azt a szemgolyó mechanikus elmozdulásakor észleljük. Ilyen és hasonló jelenségek alapján már régebben is arra következtettek, hogy azokból a motoros apparátusokból, amelyek a saccadikus mozgást megindítják, ezzel egyidejűleg egy corolláris kisülésnek nevezett (**Sperry**, 1950) lényegében feed-back információ jut a szenzoros rendszerekbe, és az utóbbiak a várható mozgás hatását kompenzálva módosítják az észlelést. Hasonló mechanizmusra utal a **Holst** és **Nittelstaedt** (1950) által posztulált reafferenciációs elv is. A saccad és a PGO hullámok együttes jelentkezése alapján úgy látszik, hogy e logikailag posztulált funkció nyert objektíven megragadható formában igazolást. Bizonyos evidenciák valóban támogatják, mások viszont kétségessé teszik ezt a feltételezést. A PGO hullám kétségtelenül a szem mozgásával és nem retinális folyamatokkal áll kapcsolatban, mert primateseknél sötétben illetve megvakított állapotban is kísérik a saccadokat (**Feldman** és **Cohen**, 1968; **Barlow** és **Ciganek**, 1969; **Sakakura** és **Doty**, 1969). Kétségtelen az is, hogy a paradox alvási stádiumban jelentkező PGO hullámok jelentkezésekor jelentős presynapticus gátlási és postsynapticus facilitációs folyamatok figyelhetők meg a CGL-ben (**Sakakura** és **Iwama**, 1965) és gátlási-facilitációs szekvenciák válthatók ki a formáció reticuláris ingerlésével (**Doty**, **Wilson**, **Bartlett** és **Pecci-Saavedra**, 1973). Maga a presynapticus gátlás mechanizmusa vitatott, ugyanis a CGL-ben az axo-axonikus kapcsolatokat biztosító elemek retinális eredetűek (**Szentágothai**, 1963; **Wong – Riley**). Ez azonban természetesen nem teszi még kétségessé a gátlás tényét.

A PGO hullám a pons raphe magjaiban ugyan mintegy 10 msec-al megelőzi a saccad megindulását, ennyiben elvben megfelelne a feltételezett corolláris kisülésnek, viszont a vizuális szuppresszió ennél korábban (kb. 40 msec-al) kezdődik. A CGL- ben a PGO nem a saccade elejével, hanem inkább a végével jelentkezik együtt, tehát alig

valószínű, hogy a szuppressziót indikálja. Pillanatnyilag tehát azon túlmenően, hogy a PGO megbízható indikátora a saccadikus szemmozgásoknak, vitás még az, hogy ezen belül milyen funkcióval korrelál. Az viszont vitán felül áll, hogy a saccad alatt jelentős gátlási-facilitációs szekvencia zajlik le, amelynek eredményeként a szemmozgás alatt gátlódik, azt követően pedig valószínű, hogy fokozott a vizuális percepció készség.

Utóbbira elsősorban az elektrofiziológiai tényekből következtethetünk, mert a fentebb idézett vizsgálatok a facilitációs lehetőséget nem vizsgálták. Ha ez igazolódik akkor elképzelhető, hogy a saccadikus szemmozgás a megerősítési funkció legelemibb esete, és egyúttal olyan esete, ahol egy orientációs mechanizmus hordozza a megerősítési funkciót. E feltételezést részletesebben a megerősítési mechanizmusok tárgyalásakor fogjuk kifejteni, és további evidenciákkal alátámasztani.

A jelenlegi kísérletben a feltételes hanginger hatására csak akkor jelentkeztek PGO hullámok, amikor az diszkriminált szignálként hatott. Ez támogatja azt a már eddig is többször megkockáztatott nézetünket, (amelyet később tovább kívánunk fejleszteni), hogy a környezeti ingerek túlnyomó többsége csak tanulás folyamat eredményeként válik alkalmassá orientációs válasz indukálására, tehát az orientációs válasz ilyen értelemben tanult. Markánsan szemben áll viszont e nézettel az a tény, hogy a PGO hullámok nemcsak intencionális saccadok alatt, hanem forgatásos és kalorikus nystagmus gyors fázisai alatt is következetesen és elnyomhatatlanul jelentkeznek, (**Feldman és Cohen**, 1968), tehát olyan ingerek esetében is, amelyek nyilvánvalóan nem tanulás során váltak hatásossá. Ez kétségtelen, de változatlanul nem teszi érvénytelenné azt a tényt, hogy a környezeti ingerek többsége viszont csak diszkriminált inger minőségében, tehát tanulást követően válik alkalmassá arra, hogy saccadokat indukáljon. Ennek kapcsán merül fel az az érdekes kérdés, hogy a PGO hullám által reprezentált mechanizmust kizárólag vizuális funkciókkal kell-e kapcsolatba hoznunk. **Feldman és Cohen** (1968) adatai szerint nem, ugyanis váratlanul alkalmazott taktilis és hangingerek is képesek a CGL-ben PGO hullámokat indukálni, akkor is, ha ezeket nem kísérik szemmozgások. Megfigyeléseik szerint, ellentétben a nystagmussal, ezek az ingerek ismételt alkalmazásaik során hatástalanná válnak. Ezeknek az ingereknek a hatása tehát ugyanúgy, mint más eredetileg orientációs választ okozó ingereké, megerősítés nélküli ismételések során

habituálódik. E tények valószínűvé teszik, hogy bár a PGO hullám pár excellence vizuális neuronális rendszer terméke, nem szükségszerűen vizuális funkcióra korlátozódik, hanem egy sokkal általánosabb, orientációs-figyelmi mechanizmus része, amelyben azonban mint a térbeni orientáció leghatásosabb szerve, a vizuális rendszer vezető szerepet játszik. E feltételezés jó egyezésben azzal a morfológiai megállapítással, hogy a CGL synapticus végződéseinek 75-80%-a nem retinális eredetű.

A kondicionálást kísérő kiváltott potenciál változások

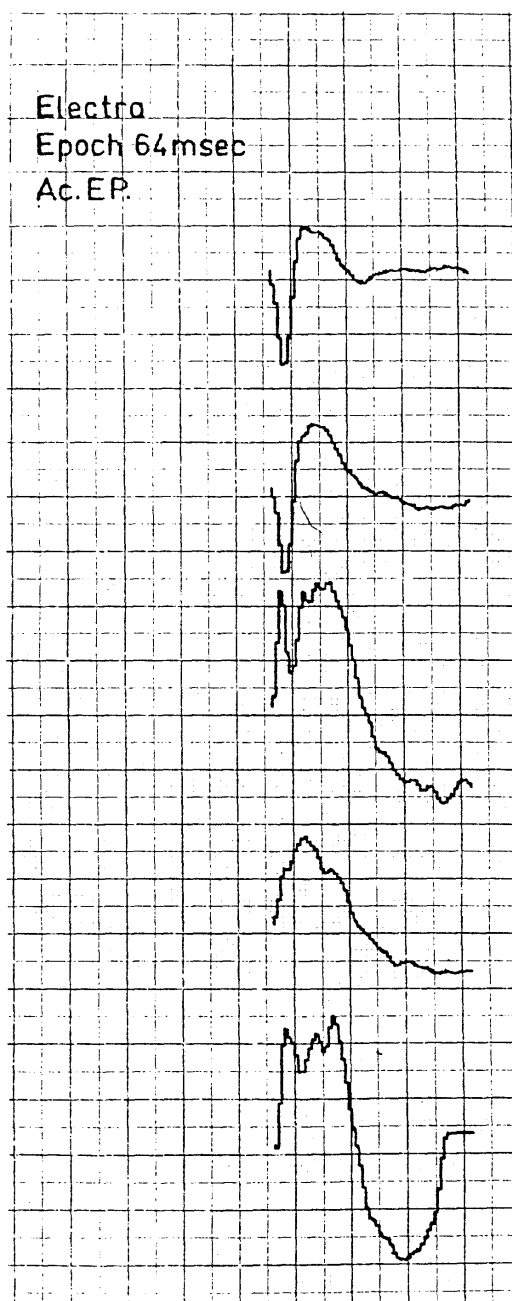
Hála a számítógépes eljárások rutinszerű laboratóriumi alkalmazhatóságának, a kiváltott potenciál (EP) technika egyike lett azoknak az eljárásoknak, amellyel elektromos indikátorok a magatartáskutatás mostoha körülményei között is kvantifikáltan elemezhetők. E fejlődés eredményeként az utóbbi tíz évben enormis tömegű adat gyűlt össze a tanulási, kondicionálási folyamatokra vonatkozóan is. (John, 1967; Donchin, 1968). Ezeknek az adatoknak, és a velük kapcsolatos bonyolult matematikai-technikai problémáknak a részletes tárgyalása egyrészt meghaladná kompetenciánkat, másrészt természeténél fogva elterelné a figyelmet az itt vizsgálatra kitűzött összefüggésekről. Ezért alábbiakban kizárólag arra a néhány jelenségre fogjuk összpontosítani figyelmünket, amely az orientációs válasz jelentőségének megértéséhez új evidenciaként járul hozzá, másrészt mentes azoktól az elméleti buktatóktól, amelyeknek az elhárítása az EP technika in extenso elemzését követelné meg.

Az EP átlagolási eljárás fő előnye és célja a jel-zaj viszony javítása, tehát a vizsgált jelenség szempontjából irreleváns változásoknak az előbbi javára történő eltűntetése. Az átlagképzésre elméletileg az ad alapot, hogy az elemzett változás, esetünkben a feltételes hangingerrel kiváltott potenciál-komplexus, más irreleváns hatásokkal (technikai és biológiai zaj) ellentétben, konstans időviszonyban van az ingerrel. Következésképpen az ingert követő, meghatározott periódusokban regisztrált értékekből képzett átlagokban a mintavétel gyakoriságával és számának nagyságával arányosan, statisztikailag egyre szignifikánsabban az ingerléssel kapcsolatos változás fog kifejezésre jutni. Az ilyen egyedi átlagértékekből felépített potenciál-komplexus

gyakorlatilag valóban mentes lehet az irreleváns zajoktól, értékét illetően azonban ne problémamentes jelenség. A kiváltott potenciál átlagolt alakja irreális abban az értelemben, hogy mesterségesen képzett átlag, tehát tulajdonképpen egyetlen ideális feltételek mellett regisztrált valódi potenciál-complexussal sem azonos, legfeljebb megközelíti azt. Az átlag abban az esetben válna azonossá a reális kiváltott potenciálnak ideális vagy konstans formája. Ilyen természetesen nincs, mert az azt feltételezné, hogy az idegrendszernek vannak konstans és identikus formában ismétlődő működési állapotai. Az idegrendszer extrém komplexitása, és a külvilág folyamatos változásai miatt legfeljebb hasonló, de semmiképpen nem azonos működési állapotok ismétlődését várhatjuk el. Következésképpen és feltételezve, hogy a kiváltott potenciál követi az idegrendszer finomabb működésváltozásait is, elméletileg sem várhatunk konstans vagy ideális potenciálokat. Az olvasóban biztosan felmerül az a gondolat, hogy eltúlozzuk a probléma súlyosságát, és olyan minuciózus különbségek miatt aggódunk, amelyeknek figyelembevételét a regisztrálási technika viszonylagos durvasága egyébként is illuzórikussá tesz. Az elemző idegfiziológia hagyományos, rigid feltételei mellett, tehát pl. narkózissal vagy sebészeti beavatkozásokkal redukált és stabilizált idegrendszeri funkciók vizsgálatánál valóban túlzott lenne ez az aggály. Magatartási jelenségek esetében azonban, ahogy látni fogjuk, a fenti meggondolás kényes gyakorlati feltételeket szab az átlagolás elé.

Emlékeztetünk arra a leletre, hogy a leendő diszkriminatív szignál habituációja során 150 folyamatosan prezentált 2/sec-os click három markáns különböző potenciálalakot produkált (20 ábra). Könnyen belátható, hogy ugyanezen ingerszéria által kiváltott összes potenciálok átlaga egy olyan potenciálalakot produkálna, amely jelentősen különbözne mindhárom formától. Mivel azonban a három, alaki sajátosságai alapján szétválogatott és átlagolt potenciálforma időbeni eloszlása három jól definiálható magatartási mintával is korrelált, nyilvánvaló, hogy a teljes átlag funkcionális szempontból alig értékelhető, vagy teljesen értéktelen, irreális potenciálformának tekinthető. Elképzelhető ugyan, hogy a habituáció során nyert potenciálok totális átlaga egy olyan potenciálformát eredményezne, amely jellemzően eltérne a kísérlet későbbi stádiumaiban hasonló eljárással képzett átlagoktól, ezek az eltérések azonban az általunk reprezentált funkciókat illetően változatlanul

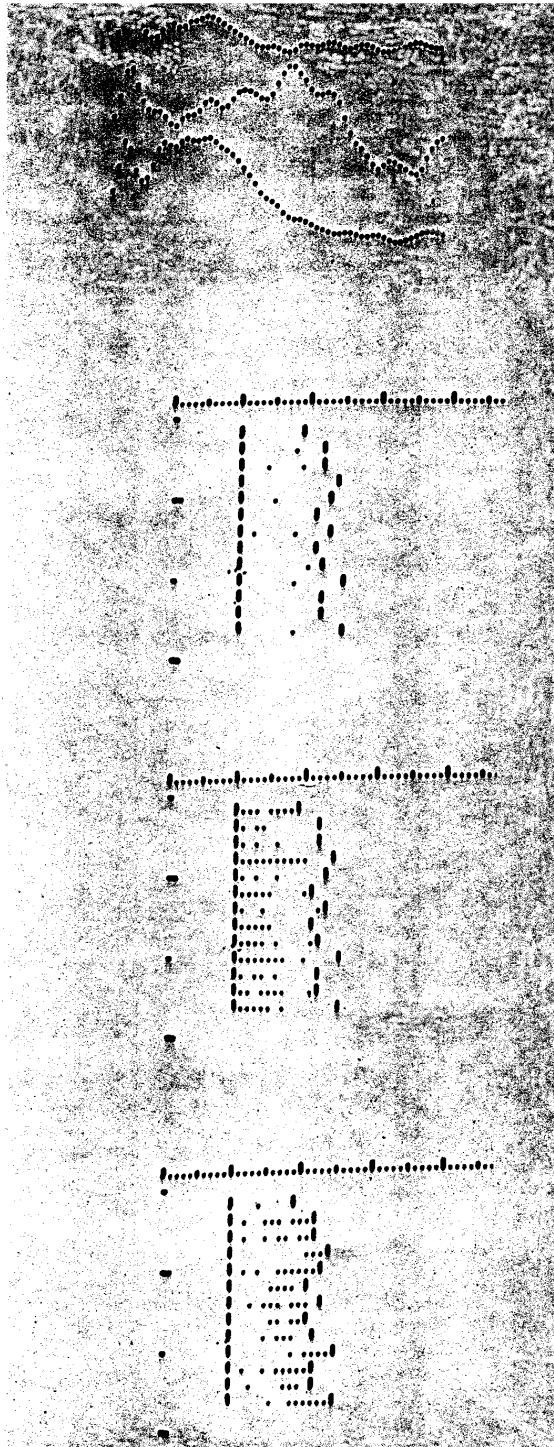
értékelhetetlenek maradnának. Az eltérő potenciálformák nem fejeznek ki többet annál, mint amit úgyis tudunk, hogy t.i. különböző kísérleti feltételek mellett nyertük őket. Ilyen stádiumok szerint átlagolt potenciálalakokat mutatunk be a 37. ábrán.



37. Ábra. A diszkontiguitásos (L) szituációban végzett kondicionálás különböző stádiumaiban, a feltételes szignálként használt click ingerekkel az acusticus cortexen kiváltott potenciálok teljes átlagai. Felülről lefelé haladó sorrendben: 1. habituáció; 2. kondicionálás első stádiuma; 3. orientációs és diszkriminált válasz megjelenése; 4. kioltás; 5. differenciáló inger bevezetése.

A habituációtól a diszkriminált automatikus célválasz stabilis kialakulásáig kb. 5 hónap alatt végrehajtott kísérlet különböző stádiumában regisztrált válaszok átlagait tüntetik fel a egyes potenciálalakok. Az eltérések jelentősek, de a fenti argumentum alapján nyilvánvaló, hogy irreális és félrevezető lenne, bármit is állítani azt illetően, hogy milyen idegrendszeri változások állhatnak e markáns alakváltozások mögött.

A vázolt nehézség a részleges átlagolással kerülhető meg, vagy csökkenthető, többek közt azzal a módszerrel, amelynek egyik változatát a habituáció esetében is sikerrel alkalmaztunk már. Ezzel az eljárással nyert eredményeket mutatja be egy reprezentatív eset kapcsán a 38. ábra.



38. Ábra. A kondicionálás végső stádiumában a click ingerek által kiváltott potenciálok parciális átlagai (az ábra felső részén látható 3 görbe) és a három potenciálalak időbeni eloszlása egyes megközelítő válaszok alatt. Az ábra három képe sorrendben a három potenciálalak eloszlásának, egy-egy vízszintes pontsor egy-egy kísérleti futásnak felel meg. Az abscisca az időtengely és balról jobbra halad. A felső potenciálforma eloszlása diffúz és infrekvens, a középső az orientációs válasszal korrelál, az alsó a cél megközelítésekor jelentkezik.

Az adatokat a kondicionálásnak abban a stádiumában vettük fel, amikor a 2/sec-os diszkriminatív click-ek orientációs választ, és azt követően a megközelítő választ is kiváltották már. Automatikus korrelációs program segítségével egy kísérleti ülés 13 egymást követő futásai során a c. geniculatum medialében regisztrált összes kiváltott potenciálokból az ábra felső részén látható három jelentősen eltérő alakú potenciál átlagot nyertük. Az ábra alsó része három függőleges oszlopba rendezve a három potenciál átlag időbeni eloszlását tünteti fel a 13 futásban. Világosan látható, hogy a legfelső potenciálalak ritkán és diffúzan, nem jellemző elosztásban, a második a futások kezdeti, a harmadik pedig a futások utolsó stádiumában jelenik meg. A video-magnetofonos magatartás regisztrálása segítségével biztosan megállapítható volt, hogy a második potenciálalak a DisCS-re irányuló orientációs válasszal, a harmadik pedig az etető megközelítésével korrelál.

A jelenlegi összefüggés szempontjából legfontosabb következtetésünk az lehet, hogy a feltételes orientációs választ jellemző, konstans hullámforma kíséri, amely megjelenését követően perzisztál a kondicionálás legvégső stádiumában is. Mellesleg, ez a potenciálforma alaki sajátosságait tekintve hasonlít ahhoz a potenciálhoz, amely a habituáció alatt átmenetileg jelentkező orientációs választ kísérte, de itt újabb komponenseket is tartalmaz. Ez semmi kétséget nem hagy afelől, hogy a potenciál tanulás során bekövetkező lényegi módosulásai a feltételes orientációs válasz megjelenésével kapcsolatosak.

Az a tény, hogy az automatikus korrelációs elemzéssel átlagolt és jellemző eltérést mutató potenciálformák határozottan definiálható magatartási eseményekkel korrelálnak, bizonyos mértékig önmagában is igazolja a módszer korrektségét. Ezzel azonban az átlagolásban rejlő lehetőségek egyrészt nem merültek még ki, másrészt a bemutatott eljárás nem egészen mentesül azokról a veszélyektől, amelyekre a fentiekben felhívtuk a figyelmet.

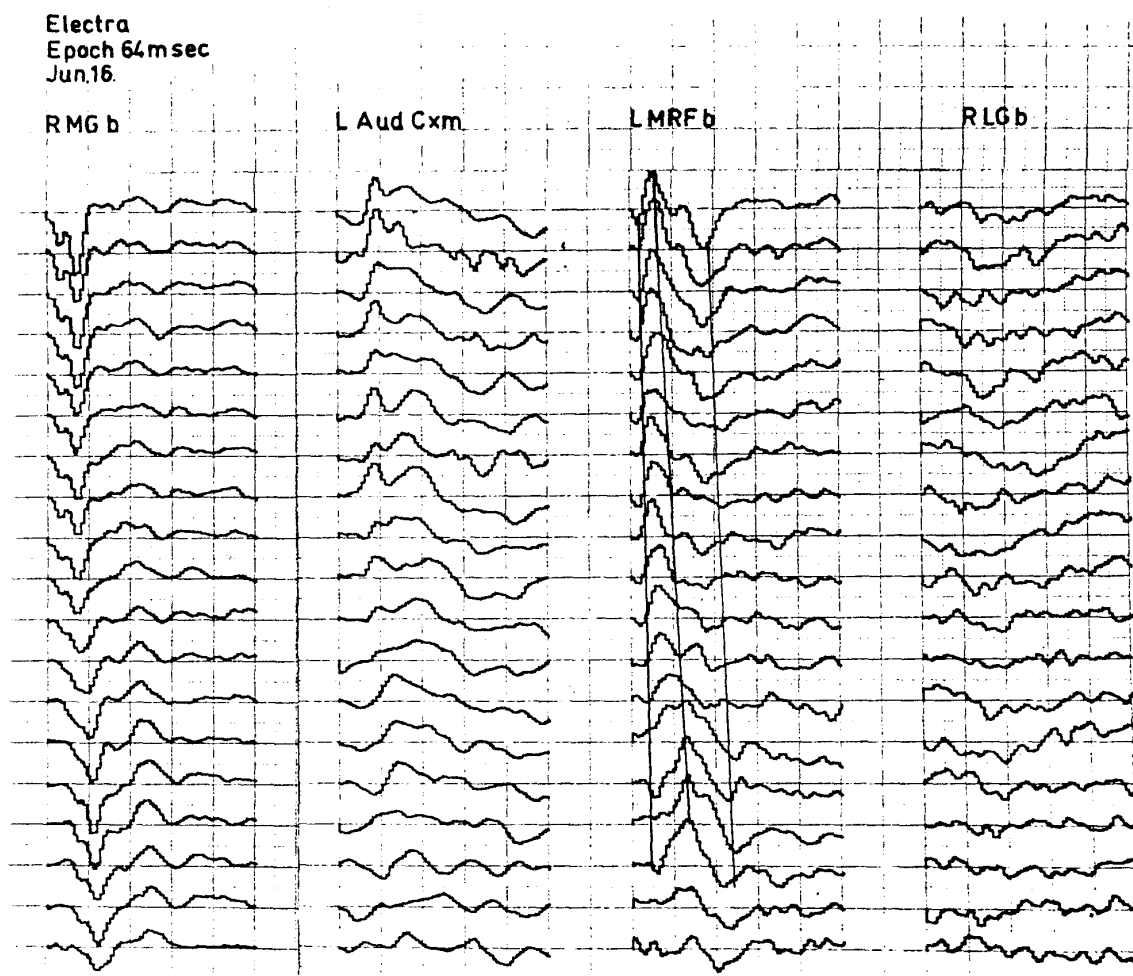
A megközelítő válasz kivitelezése közben a hangforrás és az állat közti távolság folyamatosan változik. A használt berendezés méreteit tekintetbe véve, a célnál lévő állatot kb. 3 msec-al később éri az inger, mint a starthelyen. Ebből következően az azonos időpontokban felvett egyedi mintaértékek funkcionális szempontokból nem

identikusak, hanem a latenciaviszonyoknak megfelelő különbségeket is tükrözik. Az ebből a hibából eredő torzulásokat szerencsére minimumra csökkenti az a tény, hogy a markánsan eltérő hullámalakok az apparátus közel identikus helyeken felvett átlagainak eredményei. Tehát a potenciálmalakok jellemző különbségeiért nem az ingerforrás és az állat közti távolság a felelős.

További komplikáló faktor az, hogy a korrelációs analízisnél az amplitúdó ekvalizáció miatt azok a jellemző amplitúdó változások, amelyek szintén a tanulás eredményeként jelentkeznek, és fontos minőségi jellemzők is lehetnek, elvesznek. (mellesleg az amplitúdó változások értékelését is befolyásolja az a körülmény, hogy a cél megközelítése során a hang intenzitása, ha nem is jelentősen, de csökken).

A 39. és 40. ábrán bemutatott átlagolási eljárás e hátrányokat részben kiküszöböli és többletinformációt is nyújt az egyes futások alatt mutatkozó dinamikus változásokat illetően is. Ennek az eljárásnak, amelyet vertikális átlagolásának is nevezhetnénk, a lényege az, hogy az adott kísérleti ülésben (vagy magatartási mutatók alapján egységes kísérleti stádiumban) az összes futások alatt az egymást szekvenciában követő koppanások által kiváltott potenciálokat, tehát sorrendben az összes első, második és n-edik kiváltott potenciálok átlagait képezzük). Hosszabb inger prezentálások esetében az első néhány EP után az utolsó koppanást néhány taggal megelőző ingerek potenciáljait átlagoljuk). Ezzel a módszerrel az aktuális ülés futásainak számától függően egy-egy EP átlagot 30-50 egyedi potenciálból képeztünk.

Ilyen átlagolások eredményeit mutatja be a 39. ábra a kísérletnek abban a stádiumban, amikor az orientációs választ következetesen célválaszok is követték.

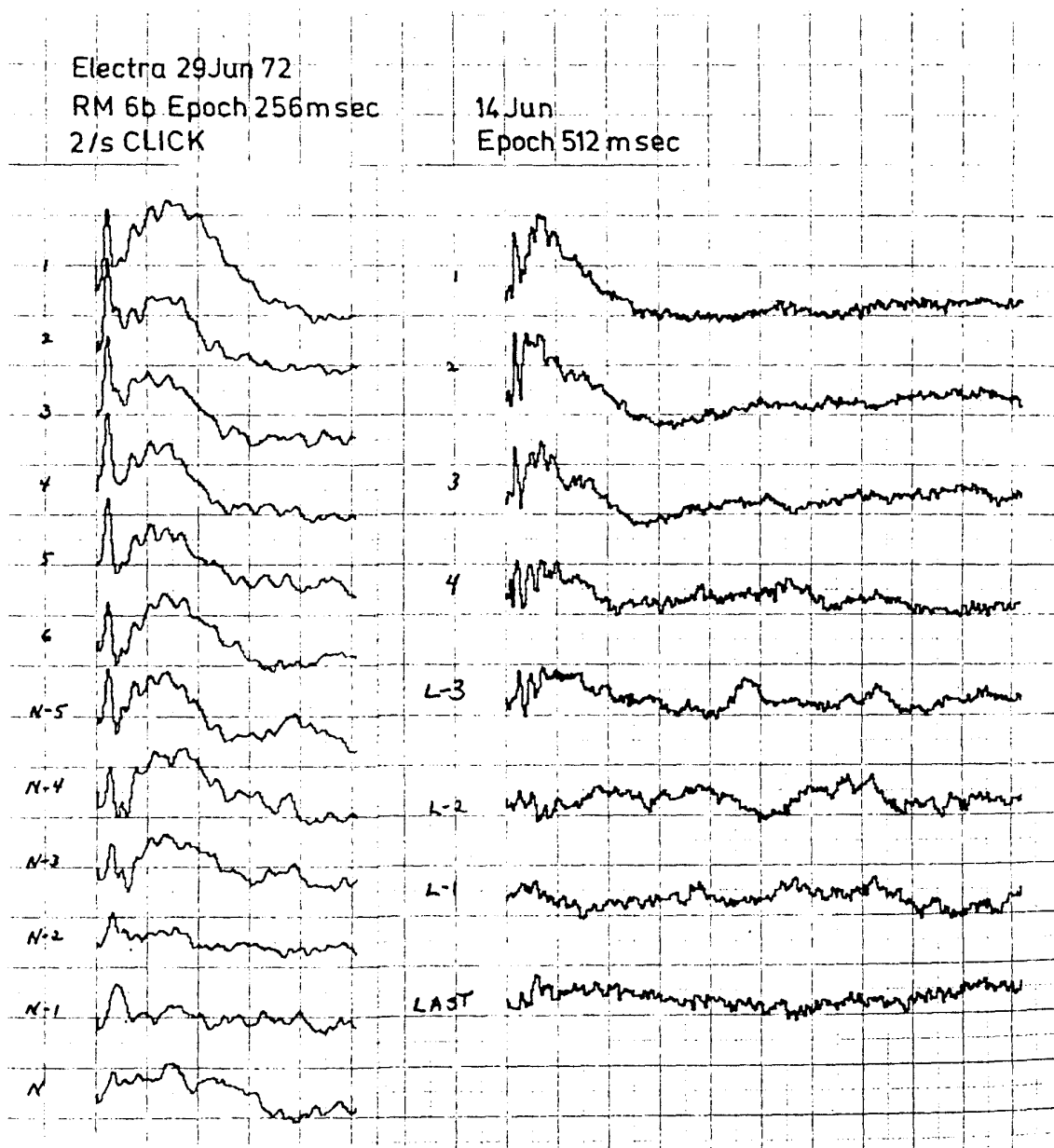


39. Ábra. Parciális acusticus kiváltott potential átlagok négy különböző agyi struktúrákban, térbeni diszkontiguitásos szituációban végzett megközelítő kondicionálás diszkriminációs stádiumában. A függőleges oszlopokban felülről lefelé haladó sorrendben az egyes potenciálok több kísérleti futás alatt prezentált, 2,5/sec click sorozat 1, 2, 3, illetve n-x tagjai által kiváltott válaszok átlagai. Jól látható, hogy az első ingerek által kiváltott potenciálkomplexus egyes hullámkomponenseinek időtartama azzal arányosan, ahogy az állat távolodik a diszkriminatív ingerforrástól és közeledik a cél felé fokozatosan nő (dekompresszió). A potenciálok latenciája (amit az az első függőleges vonal mutat) az ingerforrástól való távolsággal arányos. A függőleges vonalak azonos hullámkomponenseket kötnek össze. RMGb: jobb corp. Geniculatum medialis, bipoláris elvezetés; LAud Cxm: bal hallókéreg, monopolaris elvezetés; LMRfb: bal mesencephalis form. ret., bipol. Elvezetés; RLGb jobb corp. Genic. Laterale, bipol. elvezetés.

(A sorrendben egymást követő click-ek EP átlagai függőlegesen követik egymást). Markáns változások a c. geniculatum medialében és a mesencephalis formáció

retienlárásban jelentkeztek, az acusticus cortexen kevésbé jellemző és stabilis a válasz, a c. geniculatum lateraleban pedig nem mutatkozott értékelhető változás. A jelen összefüggés szempontjából két jellemző változásra szeretnénk felhívni a figyelmet. Egyik az, hogy a legtöbb összetevőből álló és legkonstansabb hullámkomplexusok az első 8-10 click hatására jelentkeznek. Magatartási szempontból ez a hullámkonfiguráció korrelál az orientációs válasszal. Az azt követő EP-k a cél megközelítése alatt jelentkeztek. Jól látható, hogy azzal arányosan, ahogy az állat távolodik a starthelytől egyrészt nő az EP-k latenciája (első függőleges vonal) másrészt amellet, hogy egyes korai komponensek eltűnnek és újabb késői komponens jelenik meg) lásd a c. gen. med. utolsó potenciáljait) az összes hullámkomponensek tartama progresszíven megnő, és ennek eredményeként az egész hullámkomplexus mintegy szétterül. Ez utóbbi laboratóriumi zsargonunkban dekompresszióknak nevezett, jelenséget különösen a kísérletnek abban a stádiumában találtuk kifejezettnek, amikor a célválaszok még nem váltak automatikussá és a magatartási jelek feszültségi állapotról tanúskodtak. Funkcionális jelentőségét illetően az az értelmezés látszik legplauzibilisebbnek, hogy az inger által keltett általános arousal vagy motivációs jellegű izgalmi folyamat intenzitását tükrözik. Feltételezzük, hogy az első ingerek által keltett nagy intenzitású izgalom a probléma megoldását követően, és a cél megközelítésével arányosan csökken, ami az egyes potenciál komponensek generációjában résztvevő mechanizmusok lassulásában jut kifejezésre.

Nagyobb időperiódusok (256 és 512 msec) átlagolásakor e változások (40. ábra) kevésbé jutnak kifejezésre, jól látható viszont itt is, hogy a legjellemzőbb hullámkomponensek és a legnagyobb amplitúdójú változások az orientációs válasszal korreláló korai click-ek hatására jelentkeznek.



40. Ábra. Pozitív DisCS click ingerek (2/sec) által kiváltott parciális potenciálátlagok. Első oszlop 256 msec-os, második oszlop 512 msec-os analízis idő. Az elvezetések mindkét esetben a jobb oldali cop.genic. medialéből történtek. A potenciálkomplexusok nagy amplitúdójú és komponensekben gazdag formái a válasz orientációs periódusban jelentkeztek. A cél előtt esetenként teljesen eltűntek a kiváltott potentialok.

VI. FEJEZET

A térbeni diszkontiguitás konklúziói

Szükségszerű feltétele-e térbeni kontiguitás a kondicionálásnak?

A CS és a megerősítés térbeni eltávolításával kapcsolatos jelenségek leírását azzal a megjegyzéssel kezdtük, hogy ha eleve számoltunk volna e szituációval kapcsolatos hagyományos nézetekkel, akkor bele sem fogtunk volna a kísérletbe. A hagyományos nézet szerint ugyanis (**Liddell, James és Anderson, 1934**) a CS és az US térbeni közelsége, ugyanúgy, mint az időbeni kontiguitás, feltétele annak, hogy tartós funkcionális kapcsolat alakuljon ki köztük. Valóban, számos megbízható kísérleti evidencia arra mutat, hogy a szignál és a megerősítés vagy instrumentális tanulás esetén a cue és a megerősített válasz térbeni diszkontiguitása, távolságukkal arányosan megnehezíti vagy meg is akadályozhatja a feltételes illetve instrumentális válasz jelentkezését. (**McLearn és Harlow, 1954; Murphy és Miller, 1955; Miller és Murphy, 1956; 1964**). Ez a megállapítás számos species vizsgálatával megerősítést nyert, és sajátos módon a zavar nem a vizsgált organizmus primitivitásával bizonyult arányosnak, hanem talán éppen fordítva. (Saját kísérletünkben a térbeni diszkontiguitás a két kölyök állatnál okozta a legkevesebb zavart (**Murphy és Miller (1955)**) adatai szerint pl. majmok esetében a cue és megerősített válasz 6 inch távolsága megakadályozhatja már instrumentális válasz megtanulását és hasonló adatokat találtak gyermeknél is.

Különös, hogy e kísérlettípussal foglalkozó szerzők többségében egyáltalán nem merült fel eddig az a kérdés, hogy miért feltétele a térbeni kontiguitás a tanulásnak. Ennek okát elsősorban abban találhatjuk meg, hogy a térbeni kontiguitást az időbeni kontiguitáshoz hasonlóan magától értetődő és axiomatikus érvényű szabálynak tekintették. Az időbeni kontiguitást illetően ezt nincs is okunk kétségbe vonni. A tanulás mögött maradandó, tehát végső soron materialis formában is rögzült kapcsolatokat tételezünk fel. Ahhoz, hogy két eredetileg irrelevans esemény közt materialis kapcsolat létesüljön szükségszerűen feltételezi, hogy időben együtt vagy egymás közelében hassanak az organizmusra. A térbeni kontiguitást illetően ez a szükségszerűen azonban már kevésbé evidens.

Két térben távolálló inger, pl. egy vizuális és ez hanginger egy időben hozhatja működésbe a megfelelő receptorokat, és ezzel a materialis egymásrahatás, tehát a kapcsolatképződés legelemibb feltétele adott. Ha ilyen feltétel mellett nem alakul ki kapcsolat, azt semmiképpen nem tekinthetjük magától értetődőnek. Hogy a térbeni diszkontiguitással foglalkozó szerzők ne figyeltek fel erre az elvi nehézségre, annak talán az is oka lehet, hogy az ilyen jellegű kísérletek túlnyomó többségében csak vizuális ingerek szerepeltek. Ebben az esetben az a magyarázat, hogy az ingerek térben távolsága megakadályozhatja egyidejű percipálásukat, tehát tulajdonképpen időbeni diszkontiguitás miatt nem jön létre tanulás, esetenként plauzibilis lehet. Az esetek többségében azonban azért nem meggyőző ez a magyarázat, mert olyan csekély térbeni távolság is megakadályozza már a tanulást, amely biztosan nem zárja ki az ingerek egyidejű percipálhatóságát. A jelenleg bemutatott kísérlet leletei alapján azonban minden további érv nélkül is elutasíthatjuk az ilyen jellegű interpretációkat. Kísérletünkben a diszkriminációra használt inger ugyan hanginger volt, ami az időbeni kontiguitás elvben biztosíthatta, az inger és a megerősítés térbeni diszkontiguitása viszont maximális volt, és a tanulás, ha jelentős késéssel is, de ennek ellenére létrejött.

A kísérletből levonható legelső konklúzió tehát az, hogy a térbeni kontiguitás nem szükségszerű feltétele a tanulásnak. A kísérlet tényei alapján legfeljebb annyiban módosíthatjuk ezt az állítást, hogy térbeni diszkontiguitás esetén sokkal több társításra van szükség a tanulás indikátoraként használt célválasz megjelenéséhez, mint a szokásos feltételek esetén. Ezt a tények ugyan kétségtelenül támogatják, viszont ha ragaszkodunk hozzá, akkor visszatér az eredeti probléma t.i. magyarázatot kell adnunk arra, hogy ha a térbeni kontiguitás nem feltétele a tanulásnak, akkor hiánya miért késlelteti mégis a tanulást. Ugyancsak a tények alapján erre a kérdésre azt a választ adhatjuk, hogy a célválasz megjelenése azért késik, mert a feltételes orientációs válasz elnyomja a célválaszt. E válasz két további argumentációs lehetőséget rejt magában.

Az első lehetőség az, hogy a kapcsolat a szignál és a megközelítő válasz közt ugyanolyan gyorsan kialakul, mint térbeni kontiguitáskor, és az utóbbi csak azért nem jelentkezik, mert a szignál és a célra irányuló megközelítő válaszok antagonizmusának leküzdése hosszabb időt vesz igénybe. E magyarázatból az is következik, hogy tulajdonképpen térbeni kontiguitás esetén sem a célt, hanem a diszkriminatív szignált

közelíti meg az állat, és a két válasz elkülönítését csak a szignál és a cél térbeni közelsége teszi lehetetlenné. Ezt a magyarázatot határozottan támogatja az a korai kísérleteinkben felismert tény, hogy a kondicionálás első stádiumában átmenetileg térbeni kontiguitáskor is megfigyelhető a diszkriminált ingerforrásra irányuló kondicionált orientációs válasz. Az is kétségtelen azonban, hogy ez az orientációs válasz hamarosan eltűnt és a két válasz átmenetileg sem okozott konfliktust. Határozottan leszögezhetjük tehát, hogy ha a tanulás megjelenését a hagyományos kritériumok szerint ítéljük meg, akkor a térbeni diszkontiguitás előnytelenebb feltétel, mint a térbeni kontiguitás. Hogy miben rejlik az előbbi hátránya, arra később kísérrelünk meg választ adni.

Az argumentáció egy másik lehetséges iránya abból a megállapításból indulhat ki, hogy az orientációs válasz maga is a kondicionálás eredményeként jelent meg, következésképpen a kondicionált orientációs választ és az általa okozott szuppressziót tekinthetjük a tanulás első jelének. Ez pedig az I. sz. táblázat tanúsága szerint semmivel sem történik később, mint a szokásos feltételek mellett végzett kondicionáláskor. Ha ez helytáll, akkor ismét arra a konklúzióra jutunk, hogy a térbeni kontiguitás nem szükségszerű feltétele a tanulásnak. Kérdés azonban, hogy jogunk van-e az orientációs választ valódi tanult válasznak minősíteni. Ha elfogadjuk azt az általánosan akceptált nézetet, hogy az instrumentális válasz adott szituációban eredetileg véletlenszerűen jelentkező válasz jelentkezési valószínűségének a megerősítés hatására bekövetkező szignifikáns fokozódásával azonos, akkor az általunk észlelt orientációs válasz tanult instrumentális válasznak minősül. A leírt kísérletben a kondicionálási procedúra előtt minden esetben gondosan ellenőriztük a leendő DisCS hatását, és megállapítottuk, hogy eltekintve néhány szporadikus, lokális, (propriomotoros) reakciótól, a komplex orientációs magatartás kritériumait kimerítő válaszok egyáltalán nem jelentkeztek. Az orientációs válaszok csak a megerősítések hatására, sőt ahogy láttuk a diszkriminációs procedúrával létrehozott gátlás hátterében jelentkeztek. A kísérletünkben észlelt orientációs válasz tehát minden szempontból kifogástalanul teljesíti az instrumentális válasz kritériumait.

Lehet-e orientációs válasz a tulajdonképpeni feltételes válasz?

Az előző paragrafusban annak bizonyítására sorakoztattunk fel érveket, hogy a kísérletünkben észlelt orientációs válasz a kondicionálás terméke. Ennek elfogadása talán azért sem ütközik különösebb ellenállásba, mert a feltételes orientációs reflex tényével már a pavlovi koncepció is számolt. Az orientáció kondicionált eredetének hangsúlyozásával egy, következményeit tekintve ennél sokkal súlyosabb megállapítás számára kívántunk előkészíteni az utat. E megállapítás lényege az, hogy az orientációs nemcsak lehet feltételes válasz, hanem ez maga a feltételes válasz. Más szavakkal azt a proposíciót tesszük, hogy **a tanulási folyamat egyetlen és tulajdonképpeni produktuma az orientációs válasz**. Lássuk ezek után, hogy 1. melyek azok az evidenciák, amelyekben alátámasztva látjuk ezt az állítást, 2, hogy milyen előnyök származnak javaslatunkból a hagyományos koncepcióval szemben és 3. hogy milyen nehézségeket kell elhárítanunk, ha fenn kívánjuk tartani állításunkat.

A javaslatunkat támogató evidenciák közül a legfontosabbnak, ha nem is a legmeggyőzőbbnek azt a kísérleti leletünket tekintjük, hogy az orientációs válasz a kondicionálás legvégső stádiumában (overtraining során) sem tűnik el. Az orientáció perzisztálását elsősorban magatartási mutatók alapján konstatáltuk, és ezt vitán felüli evidenciának tekinthetjük. A szignálra irányuló magatartási reakciók egyértelmű észlelésére a jelenlegi kísérletben, ellentétben a hagyományos szituációval, az ingerek térbeni eltávolítása adott lehetőséget. Az orientáció elektromos mutatói ugyancsak határozottan a válasz perzisztálását igazolják, ezeknek a korrelatív megbízhatósága azonban, ahogy a tények diszkussziója bizonyította, legalábbis vitatható. A pavlovi koncepció a jelenség felfedezésétől mindmáig határozottan azon az állásponton volt, hogy a feltételes orientációs válasz átmeneti jelenség, amely a kapcsolat fejlődésének korai stádiumát jellemzi és eltűnik a feltételes válaszok (eredetileg UR) megjelenésekor. Ez kétségtelenül ellentétben áll saját megfigyeléseinkkel. Lássuk hogyan oldható fel a diszkrepancia. Mindenekelőtt azt kell leszögeznünk, hogy mi magunk sem állítjuk azt, hogy a kondicionálás során jelentkező orientációs válasz a kondicionálás során változatlan marad. Saját tapasztalatunk is azt bizonyítja, hogy átmeneti dominálás után, fokozatosan rövidülő tartamú és egyre szelektívebben csak a diszkriminált ingerforrásra irányuló, végül esetenként egyetlen gyors, fázikus fej vagy

szemmozgásból álló reakcióra redukálódik. Elképzelhetőnek, sőt nagyon valószínűnek tartjuk, hogy a hagyományos kondicionálási szituáció, elsősorban az ingerek térbeni közelsége miatt alkalmatlan a rudimenter orientációs magatartási jelek észlelésére. A hagyományos nézet tehát az orientáció legfeltűnőbb magatartási mutatóira alapozva alakult ki és valószínű, hogy érzékenyebb mutatók alkalmazása az orientáció perzisztálását a klasszikus feltételek mellett is bizonyítaná. Pillanatnyilag ilyen, a klasszikus procedúra kapcsán nyert evidenciákról nem tudunk. Emberkísérletekben a bőrgalvánreflexet (GSR) használva indikátorként **Gale** és **Ax** (1968), saját állításunkkal egybehangzóan, azt állapítottuk meg, hogy az orientációs válasz igen nagyszámú társítás ellenére sem tűnik el. Utóbbi ténnyel szemben az az érv hozható fel, hogy a GSR nem megbízható indexe az orientációnak, mert nehezen vagy esetenként egyáltalán nem különíthető el az US által okozott hatástól. (lásd **Zeiner** és **Schell**, 1971). Ez az argumentum azonban megfordítható, azaz elképzelhető, hogy a két jelenség azért nem különíthető el, mert mindegyikben ugyanaz az effektus, tehát az orientációs válasz fejlődik ki.

Az orientációs válasz perzisztálását illetően saját álláspontunk szempontjából az egyetlen nehézséget azok a rövid latenciájú célválaszok jelentik, amelyeket az orientációnak semmiféle látható magatartási jele nem kísért. E válaszokat kiváltásuk körülményeiből ítélve (az állat ilyenkor következetesen a cél ingereinek hatása alatt állt) gátlástalanított válaszoknak minősítettük. Feltételeztük, hogy ellentétben a környezet irreleváns ingereivel, amelyek a kondicionálás folyamán fokozatosan teljesen hatástalanná válnak, a diszkriminatív szignál megőrzi gátlástalanító hatását. A gátlástalanítási hipotézissel érdemes egy kissé behatóbban is foglalkoznunk, mert kritikus jelentőségű következtetések levonására ad alkalmat. Ha elfogadható, hogy a diszkriminált szignál képes gátlástalanítani a célválaszt, akkor ebben az állításban implicite az is benne van, hogy a célválaszt nem a szignál és a válasz közt képződött kapcsolat hozta létre. Továbbfejlesztve egy lépéssel az argumentumot az is elképzelhető, hogy a szignál és a szignalizált közt egyáltalán nem képződik a tanulás során új kapcsolat, hanem a kondicionált válasz mindig gátlástalanított válaszként jelentkezik. Ez az interpretáció extrémnek és abszurdnak tűnik akkor, ha egyértelműnek tekintjük az asszociatív kapcsolat tagadásával (ami, mint később látni

fogjuk nem áll szándékunkban), de valószínűnek, ha a jelző és a jelzett **válasz** közti kényszerkapcsolat tagadásával tekintjük egyértelműnek. A diszinhibíciós mechanizmus azt magyarázza meg plauzibilisen, hogy miért nem vált ki a feltételes csengőhang nyáleválasztást a kísérleti szituáción kívül, és miért nem készíteti a bors képzele tüsszentésre **B. Russelt**.

Az orientációs reflex gátlástalanító hatása, mint pozitív induktív hatás a pavlovi koncepcióban is szerepel, tehát alkalmasnak látszana saját diszinhibíciós feltételezésünk alátámasztására. Félő azonban, hogy az a gátlástalanító hatás, amelyre **Pavlov** utal, nem az orientációs mechanizmus következménye, hanem egy olyan hatás, amelyet mi alább mint az ismeretlen inger speciális hatását éppen az orientációs mechanizmustól igyekszünk majd elkülöníteni. A pavlovi diszinhibíció arra a megfigyelésre utal, hogy irreleváns ingerek képesek kiváltani a stabilisan kiépült feltételes választ. Azt a diszinhibíciót, amelyre mi gondolunk viszont maga a stabilis feltételes szignál okozza. Ha e két hatást azonosnak tekintenénk, akkor az indifferens inger és a diszkriminált szignál hatásmechanizmusa közt nem tennénk különbséget.

A térbeni diszkontiguitásos szituációban végzett kísérleteink legjelentősebb és egyúttal legellentmondásosabb lelete az, hogy a megerősítések, illetve a diszkriminációs procedúra hatására megjelenő orientációs válasz egyre súlyosbodó kollézióba kerül a célválasszal, és végül teljesen elnyomja azt. A jelenség paradox jellegére az a tény világít rá, hogy az orientációs válasz egy olyan hatással interferál, amelynek létrejöttét köszönheti.

Az orientációs válasz gátló hatása nemcsak térbeni diszkontiguitás esetében figyelhető meg, tehát semmiképpen nem eliminálható úgy, mint egy speciális vagy éppen arteficiális kísérleti szituáció terméke. Említettük már, hogy a gátlás, ha kevésbé drámai következményekkel is, de a hagyományos instrumentális szituációban, sőt a klasszikus procedúra alkalmazása kapcsán is mutatkozik. Különösnek tulajdonképpen azt kell tartanunk, hogy a feltételes orientációs válasz gátló hatásának paradox jellege eddig nem keltett kellő figyelmet. A pavlovi koncepció a feltételes orientációs válasz mögött fontos közvetítő mechanizmust tételez, amely a feltételes és a feltétlen ingerek közti kapcsolat létrejöttét hivatott facilitálni. Újabb neurofiziológiai evidenciák alapján e mechanizmust a diffúz aktivációs rendszerrel hozzák kapcsolatba. (**Anochin**, 1956).

Ez a feltételezés önmagában különös tekintettel arra, hogy az arousal funkció és az orientáció mechanizmusait reprezentáló neuronális struktúrák többé-kevésbé fedik egymást, tökéletesen plauzibilisnek látszik. Ami azonban semmiképpen nem egyeztethető össze a feltételes kapcsolat facilitációjával, az a gátló hatás. Nehéz megérteni, hogy hogyan facilitálhatja a kapcsolat létrejöttét az orientáció úgy, hogy mindaddig, amíg jelen van gátolja azt a funkciót, amellyel a feltételes szignált össze kellene kapcsolni. Mi magunk a gátlás mechanizmusának speciálisan fontos és pozitív szerepet szánunk a megerősítés mechanizmusában (lásd XIII. fejezet), de az általunk elképzelt mechanizmust semmiképpen nem tudjuk kapcsolatba hozni az orientációs válasz által kifejtett gátló hatással.

A hagyományos szemléletmód egy másik aspektusából nézve, a következőképpen képzelhető el a feltételes orientációs válasz szerepe. Feltételezhetjük, hogy a feltételes orientációs válasz jelentkezésében az jut kifejezésre, hogy az organizmus az ingert az adott **szituációnak megfelelő minőségben**, tehát a korábbihoz viszonyítva más ingerként percipálja. E gondolatot továbbfejlesztve az is elképzelhető, hogy az új percepció minőség tulajdonképpen már a létesülő feltételes kapcsolat első speciális manifesztációja, azaz az állat a feltételes ingerben a megerősítő ágens (pl. táplálék) szubsztituensét, tehát kísérletünkben potenciális ennivalót lát. Ebből következően az orientáció gátlása egyrészt annak következménye, hogy az állat figyelmét a szignál intenzív percipálása eltereli a célról, másrészt, hogy a szignált azonosítja a céllal, tehát a valódi célt mellőzi. E feltételezést számos régebbi és újabb, többek közt saját kísérleti evidenciáink is támogatni látszanak. Már **Pavlov** megfigyelte, hogy fényingert használva feltételes ingerként, az állat gyakran megnyalja a fényforrást, hanginger esetében pedig „harapja a levegőt.” Saját kísérletünkben az orientációs válasz kulminációja idején igen gyakori volt az a 22. ábrán demonstrált jelenség, hogy az állat beleharap a hangszóróba. Még specifikusabb evidenciának látszik az, amit auto-shaping jelenségek kapcsán **Peterson, Ackil, Fromm** és **Hearst** (1972) figyeltek meg, nevezetesen, hogy a szignálra irányított kontakt válaszok természete specifikus összefüggést mutat az alkalmazott megerősítés (táplálék, ital, agyi ingerlés) által, kiváltott reakciókkal. Ezek a jelenségek első

pillanatra rendkívül meggyőzőek, az alábbi meggondolások és egy újabb kísérleti evidencia azonban kérdésessé teszi a rájuk épített interpretációt.

Súlyos aggályaink elsősorban az orális manifesztációk értelmezésével kapcsolatosan lehetnek. Közismert tény, hogy ezeket számos species, többek közt az ember is nem csak táplálkozási, hanem exploratív célokra is használja. (Többek közt, vagy éppen azok a speciesek, amelyek igen fejlett manipulációs-exploratív magatartás-repertoárral rendelkeznek.) Elképzelhető tehát, hogy a macska a hangszórót nem azért harapja meg, mert táplálékkal azonosítja, hanem azért, mert számára ez az exploráció egyik leghatásosabb eszköze. Ezt az utóbbi érvet támogatja az orális reakciók következetes, több ülésben megfigyelhető jelentkezése (valószínűleg, hogy a táplálék azonosítás ilyen sok próbálkozást igényelne) és az, hogy a harapási reakciók az exploratív aktusok más formáival alternálva jelentkeztek, egyes állatoknál pedig egyáltalán nem jelentkeztek táplálkozásra emlékeztető exploratív reakciók. Súlyos negatív evidencia mind a szignál-szubsztitúciós hipotézist, mind a fentebb idézett **Peterson** féle kísérlet alapján levont következtetéseket illetően **Wasserman**-nak (1973) az a megállapítása, hogy hideg környezetben tartott csirkénél, hőhatást alkalmazva megerősítőként, a szignálra irányított kontakt válaszok ugyancsak csipegető, tehát táplálkozásra emlékeztető mozgások voltak, nem pedig a hőhatás által kiváltott, species-specifikus szárnymozgási reakciók.

A fenti gondolatmenet tehát, bár kifejtése során meggyőződésünkkel ellentétben a hagyományos állásponttal igyekeztünk azonosítani magunkat, végül is egyértelműen arra kényszerít, hogy feladjuk a feltételes orientációs válasz specifikus jellegéhez fűzött várakozásainkat, sőt hogy magának a klasszikus szignál koncepciónak az érvényét is kétségbe vonjuk. Bármily valószínűtlen, kényszerítő erővel jelentkezik az a következtetés, hogy **a kondicionálás során jelentkező orientációs-exploratív figyelmi válasz természete független az aktuális megerősítő természetétől**. Konkrét példával, feltételezzük, hogy bár a táplálékkal végzett megerősítés eredményezi azt, hogy az organizmus progresszíven fokozódó érdeklődést tanúsít a megerősítéssel kontinges környezeti ingerre, de érdeklődése nem táplálkozási természetű. Ennek egyik legmarkánsabb bizonyítéka az, hogy az orientációs aktivitás klimaxakor a kísérleti szituációban az állat a táplálékot is elutasítja. Az ingerben ezek szerint az állat

nem a táplálék szubsztituensét látja, hanem egy olyan ágenst, amely önmagáért, saját tárgyi mivoltában fontos számára. A diszkriminált inger ebben az értelemben nem a megerősítő objektumot, hanem saját magát jelzi. Ez valóban paradox, mert az orientációt indukáló szignál a megerősítés produktuma, de létrejötte pillanatában függetlenné válik tőle és önálló céllá lesz. Ha a tényeknek ez az értelmezése helytáll, akkor viszont egyszerűen kézenfekvő magyarázatát kapjuk annak, hogy miért kerül kollízióba a szignálra irányított magatartás a célválasszal. Az orientációs válasz nyilvánvalóan azért interferál a korábbi célválasszal, mert a diszkriminatív ingerforrás új célként jelentkezik és ezt a célt fontosabbnak tekinti az állat a korábbiánál. Úgy is kifejezhetnénk ezt, hogy az új cél a régi szubsztituensévé válik, de saját tárgyi minőségében, tehát csak, mint cél. Ezzel a gondolattal kísérleti tényeinknek olyan értelmezéséhez jutottunk, amely kiküszöbölni látszik a klasszikus álláspont korábban kipointírozott alapvető ellentmondásait, és amely gyakorlatilag azonos a tanulás bevezetőben előlegezett definíciójával is. Az ennek kapcsán kínálkozó, ismeretelméleti jellegű végkövetkeztetések levonását megelőzően azonban egyelőre néhány olyan nehézséggel kell még megbirkóznunk, amelyek nyilván az olvasó figyelmét sem kerülték el.

A kondicionálás elméleti vonatkozásainak tárgyalásakor a tanulás ideális elméletével szemben azt a követelményt állítottuk fel, hogy a megismerés és adaptivitás kívánalmait egyidejűleg kell teljesítenie. Az a tézisünk, hogy a kondicionálás tulajdonképpen végterméke a szignálra irányított orientációs válasz, kifogástalanul teljesíteni látszik a kognitív követelményt, de félő, hogy kevésbé evidensen teljesíti az alkalmazkodás követelményét. Valójában jogos feltennünk a kérdést, hogy szolgálhatja-e a biológiai alkalmazkodást az, ha az éhes állat nem a táplálékra és nem táplálkozási reakciókkal, hanem a táplálékot jelző szignálra reagál. A kérdés tulajdonképpen kettős problémát rejt. Ezek közül az egyik elsősorban a diszkontiguitásos szituáció jelenségei kapcsán merült fel, és súlyosabbnak látszik, mint amilyen a valóságban. A tanulás természetes feltételei mellett a szignál és a jelzett térben többnyire elválaszthatatlanok vagy egymás közvetlen közelében vannak. A táplálék, mint optikai inger, szaga és helye ugyancsak szignálok és számos régi evidencia bizonyítja, hogy ezeket az organizmus szintén tanulás eredményeként ismeri

fel. Ha tehát a jelző és a jelzett közt nincs térbeni diszkontiguitás, akkor a jelre reagálás teljesíti az adaptivitás követelményét, mert az éhes állatot a konzummatív célhoz irányítja. Joggal tételezhetjük fel, hogy a konzummálandó objektumtól térben független jelzők primer és szekunder megerősítő hatásokra alakulnak ki, és az előbbiekhöz hasonló irányító, tehát az alkalmazkodást szolgáló funkciót töltenek be. A térbeni diszkontiguitásnak abban az extrém esetében, amelyet bemutatott kísérletünkben használtunk, a szignálra irányuló megközelítő válasz természetesen nem adaptív, mert megközelítés helyett eltávolítja az állatot a konzummatív céltól. Joggal tételezhetjük fel azonban, hogy természetes körülmények közt ilyen extrém térbeni diszkontiguitás nem fordul elő, illetve ha igen, akkor az fokozatosan, közvetítő ingerek sorozatával alakul ki. A térbeni diszkontiguitás tehát kiválóan alkalmas kísérleti eszköz annak egyértelmű bizonyítására, hogy a kondicionálás szignálra irányított és perzisztáló orientációs-exploratív válaszokat produkál, de nem cáfolja az orientáció adaptív szerepét.

A nagyobbik nehézséget az adaptivitás szempontjából az orientáció gátló hatása, tehát éppen az a sajátsága okozza, amely a kognitív funkciót biztosítja. Továbbra is a táplálkozási példánál maradva, a probléma az, hogy ha az organizmus a jelet nem konzummálandó, hanem csupán explorálandó objektumként közelítené csak meg, akkor nyilvánvalóan éhes maradna. A kísérlet tanúsága szerint ettől nincs okunk félni, mert az orientáció gátló hatása, ahogy láttuk, végül még a térbeni diszkontiguitásos szituációban is megszűnt. Ezt illetően a hagyományos magyarázathoz, hogy t.i. a cél megközelítést, illetve konzummatív válaszok megjelenését épp az teszi lehetővé, hogy az orientációs válasz eltűnik, nem térhetünk vissza, mert ezzel szembe kerülnénk a diszkontiguitásos kísérlet tényeivel. Az egyetlen plauzibilis magyarázat tehát csak az lehet, hogy az orientációs válasz gátló hatása a kondicionálás adott stádiumában megszűnik. Ezt a feltételezést, egy a jelenlegi kísérletben tett és régebbi leleteinkkel ellentétben álló tény támogatja, nevezetesen az, hogy a célválaszok helyreállása idején jelentkező gyors, fázikus orientációs válaszokat nem a korábbi lassú theta aktivitás, hanem határozott desynchronizáció kísérte. Ez a lelet világosan arról tanúskodik, hogy az orientáció mögött álló mechanizmus a kondicionálás során alapvetően megváltozik, és a gátlás megszűnése ezzel a

változással állhat kapcsolatban. További érdekes következtetésre ad módot, ha emellett arra a tényre is emlékeztetünk, hogy e változást kísérő elektromos minta azonos azzal a mintával, amelyet ugyanezek az elektród lókuszok konzummatív aktusok alatt, illetve ismeretlen ingerek első alkalmazásai során indukáltak. Talán nem túlzás, ha a zavarba ejtő korrelációt a diszkriminált szignál azon hatásaival hozzuk kapcsolatba, amelyek egyúttal az idegen inger és a konzummatív (vagy incentiv) inger sajátosságai is, hogy t.i. az első a stabilis feltételes választ inkább gátlástalanítja, mint gátolja, a másodiknak pedig megerősítő hatása van. Az orientációs választ kísérő desynchronizáció valóban a célválaszok, illetve a diszinhibitált válaszok megjelenésével egyidejűleg, másrészt akkor mutatkozik, amikor a szignál potens másodlagos megerősítő hatásokat mutat. Hogy milyen konkrét neurofiziológiai mechanizmus állhat e változás mögött, arra a megerősítés mechanizmusainak tárgyalásakor majd több alapunk lesz következtetni. Úgy gondoljuk, hogy a fenti érvelés elvileg megnyugtatóan elhárítja azt az aggályt, hogy teljesülnek-e az alkalmazkodási igényei akkor, ha a szignálra irányuló orientációs-exploratív választ tekintjük a tanulási folyamat igazi termékének.

Ismert vagy ismeretlen az orientációt okozó inger?

Az a felfogás, hogy az orientációs választ új, tehát ismeretlen ingerek váltják ki, olyan általános elterjedt és szilárd, hogy valószínűleg az eddigi érvelés ellenére is megnehezíti, talán meg is akadályozza az előző paragrafusban kifejtett tézis elfogadását. A problémát az a körülmény bonyolítja, hogy a pavlovi koncepció az orientációnak két változatát tartja számon. Egyik az elemibb jelenségekre korlátozódó, feltétlen reflexes jellegűnek tekintett forma, a másik egy komplex, gyakorlatilag az exploratív tevékenységgel azonosítható változat. Félreértések elkerülése miatt fontosnak tartjuk, hogy idézzük **Sokolov**nak az a meghatározását, amely egyúttal **Pavlov**nak (1910) az orientációról vallott nézeteit is összefoglalja.

„By orienting-investigatory reflex we mean the series of reactions bringing the animal into contact with the object, and tuning the analysers of animal or man so, that perception of the stimulus takes place in the most favourable conditions. This definition of the orienting-investigatory reflex is, however, too wide. The

orientation reflex in the restricted sense of the word, should be distinguished in the reflex as the non-specific reaction resulting in the tuning of the analyser when exposed to a new stimulus. This elementary reaction is quite distinct from complex exploratory chain of reflexes, laiming at investigation of the object in detail and involving a whole series of conditioned orientation reflexes.”
(Sokolov, 1963, 11. o.)

Ha tézisünket, mely szerint az orientációs válasz tanult, az elemi feltétlen reflexnek minősített változatra is ki kívánjuk terjeszteni, akkor nyilvánvaló ellentmondásba kerülünk, egyrészt a hagyományos állásponttal, másrészt a mindennapos tapasztalattal is. Ha viszont csak a második típusú exploratív aktivitással hozzuk kapcsolatba, akkor nyitott kapukat döngetünk, mert ezt a pavlovi hagyomány is kondicionált, tanult jelenségnek tekinti. Utóbbi esetben a pavlovi és saját álláspontunk közt csak az marad a különbség, hogy mi az orientációs választ nem a kondicionálás átmeneti, hanem végtermékének tekintjük. Az elmondottakból következően saját állításunk eredetiségét és súlyát az óvná, illetve növelné meg, ha az orientáció tanult jellegét a feltétlen reflexnek tekintett változat esetében is bizonyíthatónak találnánk. Lássuk mindenekelőtt, hogy léteznek-e egyáltalán olyan szempontok, amelyek valószínűsítik ezt a lehetőséget.

Az orientációval kapcsolatos elméleti meggondolások során ökonómiai szempontból kifogásoltuk a hagyományos álláspontot. Azt vetettük fel, hogy ha a környezetben ható minden idegen inger orientációt váltana ki, akkor ez szükségszerűen az alkalmazkodással összeegyeztethetetlen állapotot eredményezne. A szervezetet az ingerek folyamatos áradata éri a környezetből és ezek közül számos állandóan meghaladja a receptorai működési küszöbét, tehát várható lenne, hogy a normális élettevékenység folyamatos orientációban merülne ki. Ez nyilvánvalóan nem így van. A nehézségen az a meggondolás segíthet, hogy a környezeti ingerek többsége habituációja útján fokozatosan válik közömbössé. Számunkra azonban sokkal valószínűbb és ökonomikusabb is az a feltételezés, hogy a szervezet csak azokra az ingerekre tájékozódik, amelyek a tapasztalat során az adaptáció szempontjából relevánsaknak bizonyultak.

Jelenlegi, diszkontiguitásos kísérletünk szoktatási periódusában gondosan ellenőriztük az leendő feltételes inger hatásait, és elvértve észleltük rövid tartamú, lokális (propriomotoros) orientációs jeleket. Azonban egyrészt a válasz sporadikus jelentkezése, másrészt az a meggondolás, hogy az inger ismeretlen voltáról egyértelműen nem lehettünk biztosak, indokoltá teszi, hogy ne tekintsük ezt a tényt meggyőző evidenciának egyik álláspontot illetően sem. Az a tény viszont, hogy a kondicionálás során, ugyanúgy, mint az idegen ingerek feltételezett hatásakor, először szintén az orientáció elemi, lokális jelenségei mutatkoztak, és a komplex exploratív magatartás jelenségei ezek szerves folytatásaként bontakoztak ki, határozottan azt sejteti, hogy nem két minőségileg különböző jelenségről, hanem ugyanazon mechanizmus mennyiségi (intenzitás) fokozatairól van szó. E tapasztalat alapján tehát annyit mindenképpen állíthatunk, hogy a feltétlen és feltételes mechanizmussal kiváltott orientációs aktivitás alapvető jellemzőiket illetően nem különböznek egymástól.

Az orientációs reflex feltételes, tanult jellegét sejteti az a régóta ismert és mindmáig megmagyarázatlan tény, hogy a kondicionált válaszokhoz hasonlóan és a feltétlen válaszokkal ellentétben, az orientáció feltétlen reflexes formája is könnyen habituálható.

Az orientáció feltétlen (nem tanult) jellegének bizonyítására felhozott érvek egyik legsérülékenyebb vonása az, hogy nem adnak megbízható garanciákat azt illetően, hogy valóban idegen, ismeretlen ingerek hatásáról van-e szó. Eklatáns bizonyítékként leggyakrabban arra szokás hivatkozni, hogy az idegen környezetbe tett állat első és legtipusosabb magatartási manifesztációja az orientációs-exploratív aktivitás. Ez a következtetés azonban igen felületes meggondolásokra alapoz. Inkább értünk egyet **Hebb**-el (1945), aki primateseken végzett kísérleti megfigyelései alapján az idegen környezetben tanúsított orientációs magatartást nem a szituáció ingereinek idegen voltával, hanem azzal hozta kapcsolatba, hogy az új környezet ismert elemei új és szokatlan kombinációban hatnak az állatra. Ezt az interpretációt igazolja **Wilz** és **Bolton** (1971) rendkívül szellemes kísérlete, amelyben azt tapasztaltuk, hogy egy tökéletesen jól ismert környezet objektumainak egyszerű átrendezése ugyanolyan markáns orientációs aktivitást kelt, mint egy tökéletesen idegen szituáció. Valójában

teljesen valószínűtlennek tarthatjuk, hogy felnőtt organizmusra idegen környezet egészében ismeretlen ingerként hat. A legszokatlanabb környezet is tartalmaz számos olyan részletet (a tárgyak számos közös alaki sajátága, szagok színek stb.), amelyekkel korábban is találkozott már az állat, legfeljebb nem ilyen kombinációban. Az adaptáció szempontjából nézve is az látszik logikus feltételezésnek, hogy az orientációt ezek az ismert és nem az ismeretlen elemek váltják ki.

Az eddig felsorolt szempontok talán elegendők arra, hogy bizalmatlanságot keltsenek azon feltételezés iránt, hogy az orientáció vizsgálatára szánt szituációk többségében az orientációt ismeretlen ingerek indukálják, de változatlanul nem zárja még ki azt a lehetőséget, hogy idegen inger is indukálhat orientációs választ. A felsorolt és hasonló érvek mérlegelése kapcsán végül magunk is meglepődve realizáljuk, hogy az újdonság egy olyan sajátosság, amelyet a természettudományos elemzés rigorózus kritériumainak megfelelően soha senki nem tartott fontosnak ellenőrizni és definiálni. A mindennapos, naiv tapasztalat evidenciaélménye, mint oly sok más esetben, nyilván ezúttal is feleslegessé tette ezt. Számunkra, saját tézisünk igazolása azonban kritikus jelentőségűvé tette annak egyértelmű eldöntését, hogy valóban kimeríti-e az újdonság (ismeretlenség) követelményét az orientációt indukáló inger. Módot kellett találnunk arra, hogy garantáltan ismeretlen ingerek hatásait ellenőrizhessük. Amikor azonban hozzáláttunk a célnak megfelelő kísérlet megtervezéséhez, nem minden meglepetés nélkül kellett konstatálnunk, hogy a feladat gyakorlati megoldása bonyolultabb, mint ahogy az első pillantásra látszik. Mi okozza a problémát? Az a belátás, hogy olyan ingert találni, amely egy felnőtt állat számára garantáltan ismeretlen, még akkor is igen nehéz vagy lehetetlen, ha az állatot általunk kontrollált környezetben neveltük fel. Az állat legprimitívebb, ingerszegény környezetben is számtalan ingerrel találkozik és generalizációs hatások révén olyan ingerparametereket is ismertként érzékelhet, amelyekkel aktuálisan soha nem találkozott. A szenzoros depriváció módszere elvben ígéretesnek látszik, de ezt azzal a megfontolással kellett mellőznünk, hogy a deprivált analizátorok fejlődési eltérései beláthatatlanul komplikálnak a kapott eredmények értékelését. Újszülött organizmusok vizsgálatát ezért nem tartottuk alkalmas módszernek, mert az orientációs válasz hiánya esetén (a mi álláspontunk igazolását jelentené) nem dönthettük volna el egyértelműen,

hogyan e következményt az inger újdonságának, vagy az orientációért felelős neuronális rendszerek fejletlenségének kell tulajdonítanunk. Számos további alternatív lehetőség mérlegelése után merült fel végül bennünk az alábbi ismertetendő kísérlet terve. E kísérlet eredményei úgy véljük, utólag igazolták a kísérlet racionálóját.

Abból a megfontolásból indultunk ki, hogy az idegrendszer funkcionális állapotait soha nem szoliter ingerek, hanem mindig bonyolult ingerkomplexusok determinálják (még akkor is, ha adott magatartás aktuálisan egyetlen környezeti kulcsinger kontrollja alatt áll.) Adott inger újdonsága vagy ismerős volta tehát soha nem önmagában, hanem mindig komplex összhatásban jut kifejezésre. Következésképpen feltételezhetjük, hogyha egy általunk kontrollált, tehát gyakorlatilag tökéletesen ismertnek és stabilis hatásunka tekinthető ingerkomplexus háttérében váratlanul egy olyan szoliter ingert alkalmazunk, amelyről tudjuk, hogy ebben a speciális kombinációban még akkor is idegen ingerként fog szerepelni, ha történetesen az állat előéletében szerepelt már. E célt úgy véltük elérni, hogy felnőtt macskákat egyenként és tartósan ingergazdag lakóhelyiségben izoláltuk. Várakozásunk az volt, hogy néhány hetes izolációt követően a szituáció tökéletesen ismertté, tehát olyan stabilis és komplex ingerháttérre válik, amelyben az általunk alkalmazott szoliter ingereknek szükségszerűen idegen ingerként kell hatniuk. A tervezett kísérlet egyúttal a **Sokolov** (1960) által proponált modell hipotézis ellenőrzésére is alkalmasnak látszott. **Sokolov** hipotézisének lényege az, hogy tanulás folyamán az ingerszituációt elemző funkcionális modell alakul ki az idegrendszerben és orientációs válasz olyankor jelentkezik, ha olyan ingerhatás éri az idegrendszert, amely nem illeszkedik a modellhez vagy interferál vele. Jogosan tételezhattuk fel, hogy a huzamosan azonos és változatlan környezetben tartott állatnál, azzal arányosan, ahogy a környezet ismertté válik, szintén kialakul az ezt prezentáló neuronális modell. Ha tehát ilyen környezetben alkalmazunk egy általunk ellenőrzött szoliter ingert, amelyről biztosan tudjuk, hogy nem szerepelt ebben a környezetben, akkor ennek az ingernek szükségszerűen interferálnia kell a modellel és orientációt kell indukálnia.

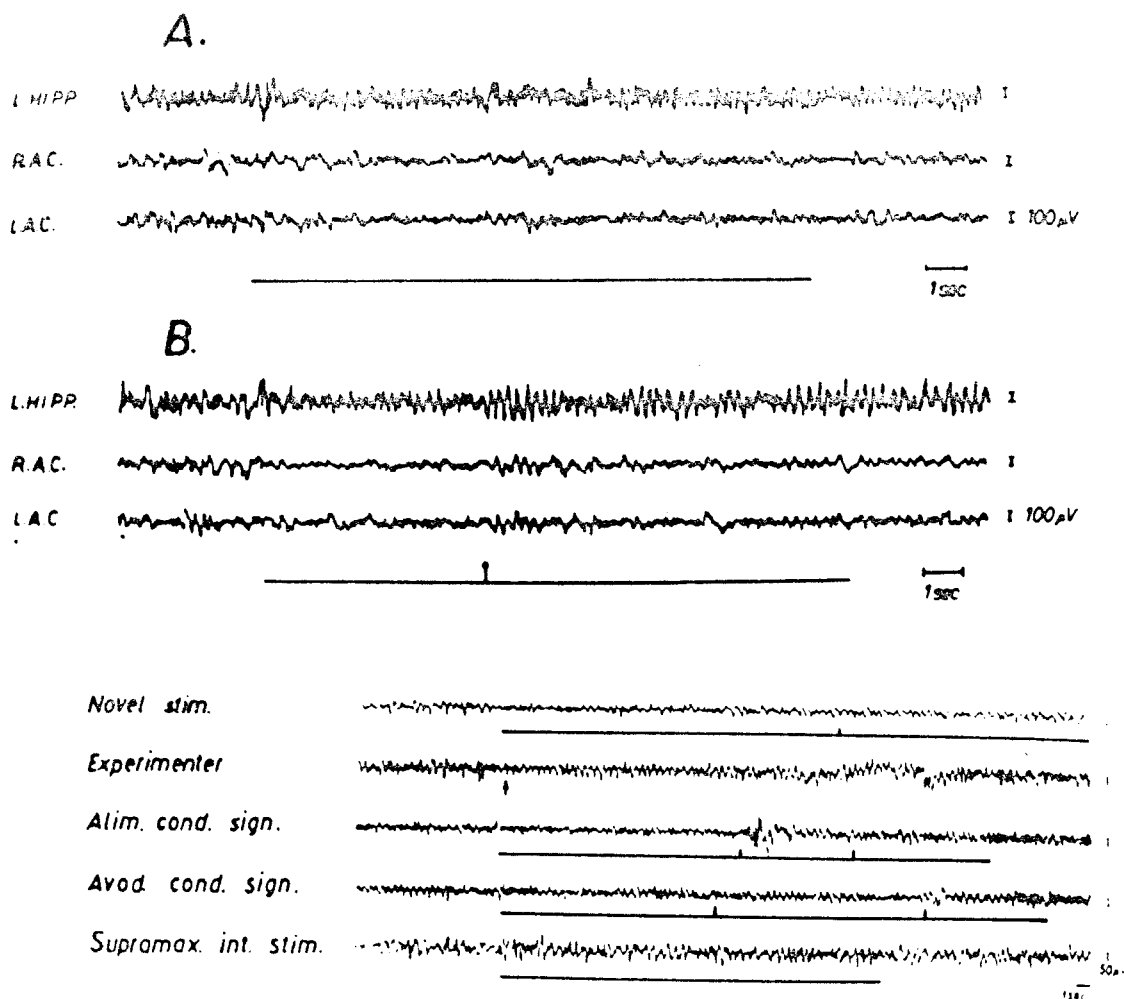
(A kísérleti szituáció egy 3x2 m alapterületű hangszigetelt kamra volt. Állandó és változatlan térbeni elrendezésben tartott berendezési tárgyai egy, az exkrementumok ürítésére szolgáló, faforgáccsal töltött ládából, egy alvásra és pihenésre alkalmassá tett

rekeszből, etető és itatóberendezésből és néhány manipulációra alkalmas tárgyból állt. Az eredeti célt elvben jobban szolgálhatta volna ingerszegényebb és kisebb méretű szituáció, ebben az esetben azonban a szenzoros depriváció ismert neurotizáló hatásaival kellett volna számolnunk. Az exkretumok eltávolítása és az etetőberendezés feltöltése miatt naponta, pontosan ugyanabban az időpontban és mindig ugyanaz a kísérletező töltött néhány percet a kísérleti helységben. Az apparátusnak a pihenőhellyel szemben levő falán impulzusgenerátorokkal összekapcsolt hangszórót, illetve villanólámpát helyeztünk el. Az állat megfigyelését a helység egyik falába épített nagyméretű detektívtükör tette lehetővé. A megfigyeléseket nyolc felnőtt naiv macskán végeztük, ezek közül négy állatot a kísérletet megelőzően implantált elektródákkal láttunk el. Az állatot az EEG készülékkel egy könnyű, a mozgásokat nem akadályozó kábel kötötte össze.)

Az izolált környezetbe helyezett állatok viselkedése kezdetben teljesen szabálytalan, később fokozatosan rendezetté válik. Az aktivitás, nyugalom és alvás periódusai általában egy hét után többé-kevésbé szabályos ritmicitással kezdenek változni. E stereotípiá kialakulását tekintettük a környezettel való megismerkedés kritériumának és a szoliter hang (ill. két esetben fény) ingereket akkor kezdtük alkalmazni, amikor a magatartás változások variabilitása minimálisra csökkent. A viselkedési minták stereotip és ciklikus változása és periódusok átlagos időtartamának ismerete megkönnyítette, hogy az ingerlések hatását rendszeresen különböző magatartások háttérében ellenőrizzük, továbbá, hogy az ingerlés hatásait megkülönböztethessük a spontán magatartás változásoktól. Az első két állatnál biztonsági okból négy hetes, a többiekénél két hetes izoláció után végeztük az első ingerléseket. Az alábbi megfigyeléseket tettük.

A hanginger (közepes intenzitású, a hallásküszöb feletti, de nem kellemetlen hatású, 1000 Herzes folyamatos hang és 10 Herzes kopogás) kivétel nélkül minden esetben már első alkalmazásakor is hatásosnak bizonyult, de a hatás biztosan megállapíthatóan **nem orientációs** jellegű volt. Ha tartós aktivitási szünetben, a pihenőhelyen ülő éber és mozdulatlan és az EEG aktivitás alapján relaxáltak tekinthető állapotban prezentáltuk az ingert, egyes állatok automatikusan a depoztórium, mások az etetőberendezés felé fordultak és általában még az inger

prezentálás alatt (30-60") meg is közelítették a kísérleti objektumot és többnyire sikertelen defekációs, urinációs ill. táplálkozási próbálkozásokat is végeztek. E reakciókat mind hippocampusban mind a neocortexen desynchronizáció kísérte (41. ábra).



41. Ábra. A: Ismert ingerhátterben (ingergazdag izolációs helyiség) prezentált ismeretlen inger (100Hz folyamatos hang) desynchronizálja mind a hippocampus mind a neocorticalis aktivitást. Az állat az inger hatására a defekációs helyet figyeli. B: Az előbbi inger hatodik prezentálása alatt nyíllal jelzett időpontban diffúz orientációs mozgásokat indukál, amit theta aktivitás kísér a hippocampusban. L. Hipp: bal dorsalis hippocampus; R.A.C.: jobb acusticus cortex; L.A.C.: bal acusticus cortex. (C.): A dorsalis hippocampus elektromos aktivitásaváltozásai a lakóketrecben különböző beavatkozások kapcsán. Felülről lefelé haladó sorrendben; 1.) irreleváns hanginger tartós desynchronizációt okoz szomatikus megnyilvánulások nélkül; 2.) a kísérletező belép a helyiségbe, az állat azonnal orientációval reagál, rendezett theta aktivitás jelentkezik; 3.) más környezetben kialakított táplálkozási feltételes szignál

desynchronizálja a hippocampust, a nyilakkal jelzett időben az állat a helyiség ajtaját közelíti meg; 4.) más környezetben kialakított elhárító feltételes szignál desynchronizálja a hippocampust, a nyilakkal jelezett időben az állat az alvási helyet közelíti meg; 5.) új, de intenzív hanginger azonnal orientációt és theta hullámokat indukál a hippocampusban

Egy esetben, hasonló feltételek mellett az inger első prezentálásakor enyhe félelemre utaló tüneteket észleltünk centrális orientációs jelek nélkül.

Az inger 2-15 perces szünetekkel ismételt alkalmazásakor sorozatban vagy alternáló jelleggel és általában rövid, néhány másodperces latenciával mindazok a magatartási változások lejátszódtak, amelyeket az állat az izoláció alatt a környezetben kialakított. Ha az ingert olyankor közöltük, amikor az állat spontán indult meg a környezet valamelyik objektuma felé, akkor az éppen végzett magas gyorsulása volt megfigyelhető, orientációs jelek azonban ilyenkor sem mutatkoztak. A konzummatív aktusokat láthatóan nem befolyásolt az inger.

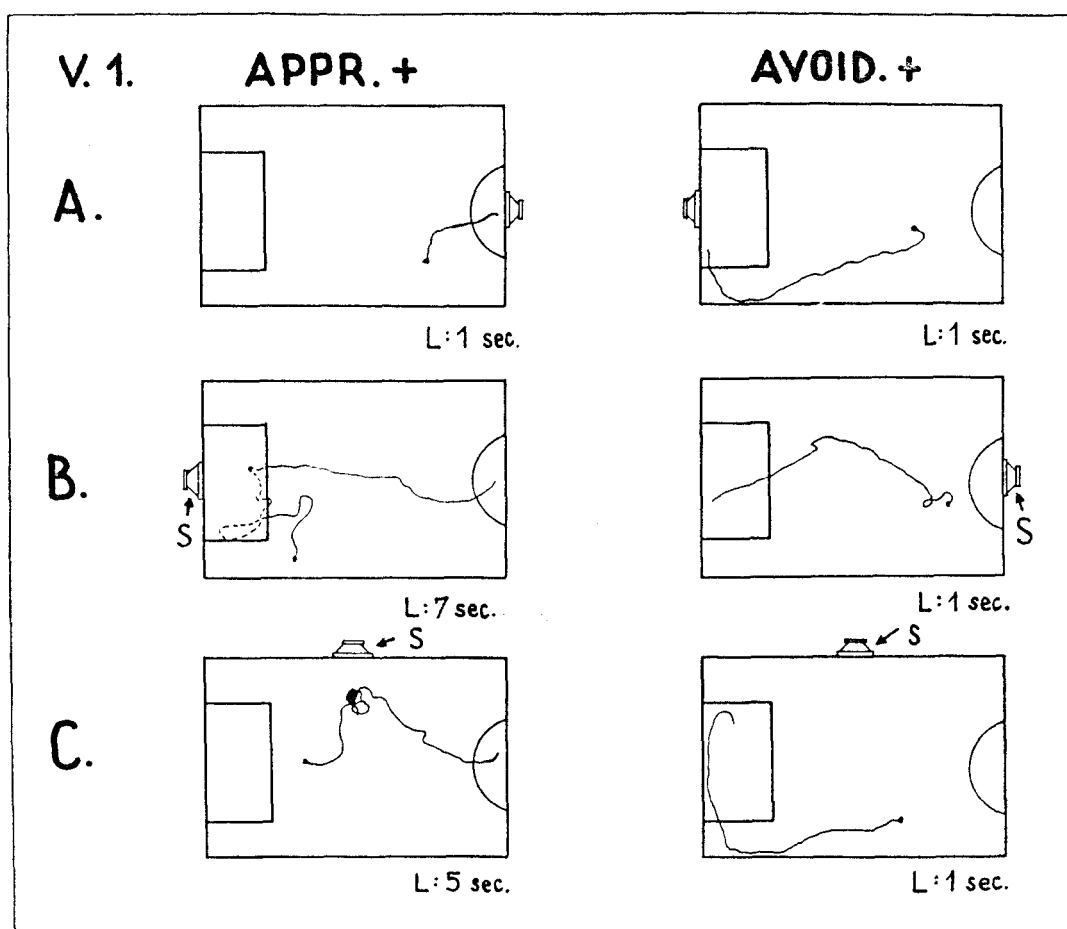
A sorozatban jelentkező konzummatív aktusok jellege láthatóan egyre erőltetettebbé, frusztratív jellegűvé vált. Ebben a periódusban, általában a 6-10 ingerlést követően jelentek meg először a környezetre irányuló diffúz, majd az ingerforrásra irányított határozott orientációs magatartási tünetek. Néhány további ingerlés alatt az orientáció intenzitása fokozatosan nőtt, egyes állatok meg is közelítették a hangszórót és a diszkontiguitásos kísérletben leírt, komplex exploratív magatartás jelenségeit figyelhettük meg. Az orientációs tünetek megjelenésével egyidejűleg a hippocampusban egyre határozottabban theta aktivitás váltotta fel a korábbi desynchronizációt (41. ábra B). Az ingerlések további ismétlésekor az orientációs aktivitás fokozatosan csökkent végül teljesen hatástalanná vált az inger. A hippocampusban ennek során a habituációs jelenségek ismertetésekor leírt és korábban már dokumentált változások voltak megfigyelhetők.

Ha a fenti procedúrát egy vagy több napos szünettel megismételtük, a leírt jelenségek csak rudimenter formában jelentkeztek, és a habituáció gyorsan teljessé vált.

Mielőtt konklúziókat vonnánk le az eddig ismertett tényekből néhány kiegészítő kísérletben tett fontosabb megfigyelés ismertetése is indokoltnak látszik. Egy állatnál az első kísérleti ülésben, miután megállapítottuk, hogy a közepes

intenzitású hanginger deszinkronizálja a hippocampust, de értékelhető magatartásváltozást nem okoz, nagyintenzitású és szubjektív kellemetlen hatású ingerhatásnak tettük ki az állatot. Ez az inger azonnal diffúz orientációt és határozott theta aktivitást indukált. (41. C ábra.)

Néhány további állatnál két hetes izoláció után egy másik kísérleti helyiségben diszkriminatív hangingerekkel kontrollált megközelítő és elhárító válaszokat építettünk ki ugyanabban a szituációban. (A szintén kondicionálás technikai részleteit illetően lásd **Czopf, Karmos, Grastyán és Bauer** (1964). A diszkriminatív ingerforrás az állatok egyik csoportjánál a megfelelő cél közelében (etető vagy menekülő hely) a másiknál pedig mindkét válasz esetén az etető mellett volt. Automatikus válaszok kialakulása után a diszkriminatív ingerek helyét felcseréltük, tehát megközelítő szignált (10 Herzes hang) a menekülő helyen, az elhárító szignált (1000 Herzes hang) pedig az etetőnél, illetve a kísérlet utolsó stádiumában az apparátus egy indifferens pontján szólaltattuk meg. Az inadekvát célnál adott megközelítő szignál általában 8-10 egymást követő prezentálás során először következetesen igen intenzív és tartós, az ingerre és az egész szituációra irányuló diffúz orientációs tevékenységet váltott ki, és csak ezt követően jelentkezett a célválasz. Ugyanez az eljárás az elhárító választ nem befolyásolta értékelhetően. (42. ábra.)



42. Ábra. Megközelítő (bal oszlop) és elhárító (jobb oszlop) válaszok változásai a diszkriminatív szignál helyének megváltoztatásakor. A: szignál a célnál; B: szignál a céllal szemben; C: szignál közömbös helyen. Megközelítő válasz esetében a szignál helyének megváltoztatásakor tartós orientációs válasz jelentkezik és a válasz latenciája megnyúlik, elhárító választ ugyanez nem befolyásolja. Mozgásregisztrálás technikája ugyanaz mint a 13. ábrán.

A leírt procedúrával a diszkriminatív szignálok specifitását szándékoztunk növelni, tehát azt akartuk elérni, hogy olyan ingerek birtokába jussanak, amelyeket minden szituációban specifikus jelekként fog értékelni az állat. Ezért némi meglepetéssel konstatáltuk, hogy amikor ugyanezeket a szignálokat az izolációs kamrában prezentáltuk, azok úgy hatottak, mintha teljesen ismeretlenek lennének és a fentebb részletesen ismertetett magatartási és elektromos változásokat produkáltak.

Mielőtt megkezdénénk a következtetések levonását emlékeztetünk rá, hogy a fenti kísérlettel arra a kérdésre kerestünk választ, hogy garantáltan ismeretlen inger képes-e orientációs választ indukálni. Rámutattunk azokra a sajátos körülményekre, amelyek felnőtt organizmus esetén megnehezítik az inger újdonságának garantálását. Ha a bemutatott procedura megközelíti az újdonság biztosításának elvi követelményeit, amit most már az olvasó ítéletére kell bízunk, akkor a kísérletből egyértelműen az következik, hogy új ismeretlen inger nem képes orientációs választ indukálni. Következésképpen a hagyományos nézet, bármily plauzibisnek látszik, nem áll helyt. A kísérlet eredményei saját korábbi megfigyeléseink és elméleti várakozásaink miatt, egy tény kivételével, nem leptek meg különösebben bennünket. Ez a kivételes és banálisnak látszó tény az ismeretlen inger rendkívüli hatásossága, amit a belőle eredő konzekvenciák miatt legalább olyan jelentőségűnek tekintünk, mint az orientációs válasz kezdeti hiányát.

A hagyományos nézettel szemben, korábban azt az érvet hoztuk fel, hogyha minden új inger orientációt váltana ki, akkor lehetetlenné válna az alkalmazkodás. Ennek kapcsán a habituációs magyarázatot elvetettük, de nem adtunk választ arra a szükségszerűen felmerülő kérdésre, hogy az idegrendszerbe kerülő irreleváns információ hatásai miben nyilvánulnak meg. A kísérlet erre a kérdésre ad olyan plauzibilis választ, amelyre egyébként nem találtunk volna rá. A válasz az, hogy az idegrendszert érő irreleváns ingerhatások azokat a magatartási formákat aktiválják, vagy facilitálják, amelyek a kérdéses környezetben korábbi tanulási folyamatok eredményeként alakultak ki, és az adaptációt szolgálják. Arra a kérdésre, hogy milyen mechanizmus útján váltja ki az ismeretlen inger e hatásokat, elvileg két válasz kínálkozik. Az első az lehet, hogy az inger aspecifikus facilitációval küszöb szintre emeli a kérdéses magatartásért felelős specifikus környezeti ingerek hatását. A másik, valószínűbbnek látszó magyarázat az, hogy az idegen inger gátlástalanító hatása felelős a célszerű válaszok jelentkezésért. A két mechanizmus együtt is érvényesülhet, de a jelenlegi összefüggésben nincs is jelentősége, hogy melyiket fogadjuk el. Maga a megfigyelt jelenség önmagában is kétségtelenül arról tanúskodik, hogy az idegrendszer képes a ráható irreleváns ingerhatásokat aktuálisan zajló integratív folyamataiba beolvasztani. Következésképpen az irreleváns ingerek hatása nem

szükségszerűen interferenciában, hanem abban fejeződik ki, hogy az idegrendszer aktuálisan zajló vagy potenciális alkalmazkodási mechanizmusai magasabb energia vagy általános aktivitási szinten folynak. Az irreleváns hatás várhatóan csak akkor interferál az aktuális adaptációs tevékenységgel, ha az aktivációs szint extrém értéket ér el. Az ismertetett kísérlet egyetlen diszkrepansnak látszó lelete az a megfigyelés volt, hogy nagyintenzitású ismeretlen inger első alkalmazásakor is orientációt indukál. E tényben részben a fenti argumentum miatt, másrészt azért nem látunk szükségszerűen ellentmondást, mert az erős ingerben magát az intenzitást tekinthetjük az ismertség kritériumát kimerítő minőségi parameternek. Az állat természetes életkörülményei közt gyakran tapasztalhatja, hogy a nagy intenzitás modalitásától függetlenül, tehát önmagában is potenciálisa veszélyt jelez.

Végül magyarázatot kell még adnunk arra, hogy az ismeretlen inger sorozatos applikációi során miért jelentkezik végül mégis orientációs válasz. A magyarázatot abban a tényben látjuk, hogy az inger az általa indukált konzummatív aktusok miatt következetes idői kontiguitásba kerül megerősítő ágensekkel. Feltételezésünk szerint tehát valójában ugyanaz történik, mint a hagyományos feltételek mellett végzett kondicionáláskor. Ezt az a tény is megerősíti, hogy az orientáció legkorábbi jelei nagyjából hasonló számú „társítás” követően jelentkeztek, mint a szokásos feltételek esetén. Azt a tényt pedig, hogy az orientáció a hagyományos kondicionálással ellentétben fokozatosan elhalt, az a plauzibilis meggondolás magyarázhatja, hogy a megerősítő hatású, de gyenge motivációs háttérben kiváltott konzummatív aktusok a többszörös kiváltás során maguk is gátlás alá kerültek és eltűntek.

HARMADIK RÉSZ – A MEGERŐSÍTÉS TEORETIKUS PROBLÉMÁI

„The simplicity of the question of reinforcement of selective retention of some responses and not others is like the simplicity of the fundamental postulates of mathematics that are taking centuries to ravel out.”
(Hebb, 1945.)

VII. FEJEZET

A megerősítés álláspontjai és a kontiguitási álláspont

A megerősítés fogalma Pavlov közvetítésével került a kísérletes pszichológiába, ő viszont valószínűleg **Sherrington**tól (1906) vette át, aki rokonjellegű reflexek egymást facilitáló működésének leírására használta. A megerősítés fogalmának az a jelentése, amely a szakmai irodalomban legáltalánosabban elterjedt az instrumentális vagy operáns válasz tanulmányozása kapcsán alakult ki, és szorosan összefügg mind az instrumentális procedúrával, mind a válasz természetével. Szokásos és, mint látni fogjuk, tanácsos különbséget tenni a megerősítés operatív vagy teoretikus értelemben vett használata között. (**Kimble** 1961.) Legáltalánosabban definiálva, a megerősítés olyan eseményre utal, amely növeli egy véletlenszerű válasz jelentkezésének valószínűségét akkor, ha megfelelő idői közelségben, kontiguitásban követi a kérdéses választ. Operatív értelemben használjuk a megerősítést, ha egyszerűen azokra a konkrét eseményekre utalunk (pl. táplálék, kopuláció, dicséret stb.), amelyek korábbi tapasztalat szerint megerősítő hatásúaknak bizonyultak, azaz növelték valamilyen válasz jelentkezési esélyeit. Szokás negatív megerősítésről is beszélni, ennek hatására csökken a megerősített válasz jelentkezési valószínűsége. Teoretikus értelemben a megerősítés az empirikusan megerősítőnek talált események valamilyen közös, alapvető sajátosságára, tehát többek közt mechanizmusra utal.

A megerősítés természetét és jelentőségét illetően évtizedek óta folytatott éles viták során három jelentősebb teoretikus tábor alakult ki. Egyik szerint a megerősítés a kontiguitás mellett nélkülözhetetlen feltétele a tanulásnak (pl. **Hull**, 1943), mások szerint a kontiguitás elegendő feltétel (pl. **Guthrie**, 1935; 1959), egy harmadik, két

faktor teóriának nevezett csoport képviselői (pl. **Mowrer**, 1960) mindkét álláspont jogosultságát elismerik és a kontiguitással illetve megerősítéssel létrehozott tanulási folyamatokat független tanulási formáknak tekintik. A megerősítéssel kapcsolatos tények részletesebb ismertetése után kísérletet fogunk tenni a különböző iskolák nézetkülönbségeinek eliminálására.

A megerősítésnek két szorosan összetartozó funkciót tulajdonítanak. Egyik az, amire a mottóul választott **Hebb** (1949) idézet utal, a válasz szelekciója. A másik, amelyre voltaképpen a terminus eredeti jelentése utal, a tanulás során kialakuló új kapcsolat materiális rögzítésében feltételezett szerep. A válasz szelekció az instrumentális kondicionálás lényegét tükröző probléma. A klasszikus feltételes reflex esetében a válasz szelekciója nem okoz különösebb problémát egyrészt azért, mert a leendő feltételes választ maga a kísérletező választja ki a megerősítő milyenségével, másrészt azért, mert a válasz egyetlen meghatározott kategóriába, a feltétlen reflexek közé tartozik. Az instrumentális szituációban a választ a kísérleti alany spontán produkálja. (Skinner, 1935) szerint emittálja vagy a kísérletező választja ki, de az állat spontán produkált viselkedés-készletéből és az instrumentális válasz természete független a megerősítő természetétől. A megerősítés és a válasz időviszonya klasszikus és instrumentális válasznál ugyancsak eltérő, előbbiekben megelőzi, utóbbiban követi a megerősítés a választ.

A válasz és a megerősítés egyszerű viszonya alapján a kívülálló nehezen értheti meg, hogy miért jelentett a megerősítési probléma mindezideig megoldhatatlan feladatot a magatartáskutatás számára és miért hasonlítja **Hebb** e nehézségeket az alapvető matematikai posztulátumok buktatóihoz. A nehézségek lényegében két okra vezethetők vissza. Egyik az, hogy a tanulásnak számos olyan formája van, ahol a megerősítő esemény létezése vagy egyáltalán nem állapítható meg, vagy vitás (pl. sensoros prekondicionálás vagy látens tanulás.) A másik nehézség az, hogy a megerősítés esemény végtelenül változatos formákban jelentkezhet és ezeket eddig semmiféle teoretikus erőfeszítés nem volt képes meggyőzően közös alapra hozni. Erre utal **Berlynn**nek (1967) az a szellemes definíciója, hogy a megerősítés az a valami, amit a kontiguitáshoz hozzá kell tenni ahhoz, hogy tanulás jöjjön létre. Valójában tehát

akkor jelentkezek nehézségek, ha kitartunk amellett, hogy a megerősítést egyetlen univerzális jelentőségű eseményhez vagy mechanizmushoz kívánjuk kötni.

A megerősítés és kontiguitás álláspont közti viták, ha nem is haltak el teljesen, de kevésbé élesek és fontosak, mint a negyvenes-ötvenes években voltak. Ennek egyik jól sejthető oka az, hogy a megerősítés vizsgálata kapcsán feltárt nehézségek és ellentmondások a rendelkezésre álló tények alapján megoldhatatlannak látszottak. A kutatók többsége némi kiábrándultsággal elfordult e nagy kérdésektől, egyrészt azért, mert feleslegesnek vagy álkérdéseknek tekintette őket, de azzal a várakozással is, hogy ezekre talán az idegrendszeri mechanizmusok alaposabb ismerete fog választ adni. A központi idegrendszer kutatása az utóbbi két évtizedben valójában több jelentős ténnyel járult hozzá a megerősítési probléma potenciális megoldásához pl. az aktivációs vagy arousal funkció vagy a motiváció folyamatait hordozó neuronális szubsztrátum működésével kapcsolatos adatokkal (pl. öningerlés jelensége.) E tények azonban, legalább olyan sok új és sajátos problémát vetettek fel, mint amennyit megoldottak, és a megerősítés kérdését talán még bonyolultabbá tették, mint ahogy eredetileg látszott. Emellett megállapíthatjuk, hogy kifejezetten a megerősítés mechanizmus kutatására szánt vagy megerősítési hipotézisek valamelyikének ellenőrzésére tervezett kísérletekre mindmáig alig tudunk hivatkozni. Ha vannak ilyenek, azokat érdekes módon inkább a pavlovi koncepció inspirálta. (lásd később a domináns góc kutatásával kapcsolatos tényeket.) A megerősítéssel analóg sajátságokat mutató idegfiziológiai jelenségek többnyire, mint a motivációs mechanizmus kutatása kapcsán jelentkező melléktermékek bukkannak fel. **Olds** és **Milner** (1954) így akadtak rá az öningerlési jelenségre, és hasonló véletlenek révén találkoztunk mi magunk is a később ismertető megerősítésnek minősített neuronális mechanizmusokkal. Az ezek kapcsán jelentkező interpretációs problémák késztettek bennünket a megerősítési teóriák alaposabb megismerésére, és ennek során jutottunk ahhoz a felismeréshez, hogy a megerősítés néhány megoldhatatlannak látszó paradoxona olyan neurofiziológiai elvek alkalmazásával is feloldhatók, amelyek már a megerősítési hipotézisek megformulázásakor is rendelkezésre álltak. Ez a felismerés bátorított bennünket arra is, hogy továbbra is ragaszkodjunk a monisztikus megoldási

lehetőséghez, és megkíséréljük egy olyan megerősítési hipotézis kidolgozását, amely korrigálja a régebbi álláspont ellentmondásait.

Ha a neurofiziológus vagy neurobiokémikus tudná azt, hogy miben áll a tanulás során létrejött maradandó materiális változás, akkor a változás természete alapján több-kevesebb valószínűséggel következtetni tudna e változás okaira, tehát a megerősítő funkció természetére is. Mivel e retrográd megközelítés lehetősége pillanatnyilag nem adott, továbbra is indokolt a megerősítés természetének az a megközelítése, amit a múltban alkalmaztak, helyesebben olyan hipotézisek alapján végzett kutatás, amely az idegrendszer ismert elveit következetesebben tekintetbe veszi.

Fentebb a megerősítési probléma fő nehézségeit nehéz indentifikálhatóságban és változatos formákban való megjelenésükben jelöltük meg. Annak érdekében, hogy e problémák megfoghatóbb formát öntsenek, továbbra, hogy a későbbi teoretizáló elemzés ne mozogjon légüres térben, alább demonstrációs anyagként néhány olyan jellemző kísérletet rekapitulálunk és elemzünk, amelyet a megerősítő funkció különböző aspektusait tárják elénk.

A megerősítés demonstrációs példái

A klasszikus táplálkozási feltételes reflex

Ha éhes állat etetését valamilyen korábban indifferensnek bizonyult ingerrel előzzük meg vigyázva arra, hogy az inger és a táplálék prezentálása közt legalább néhány tized másodperc különbség legyen, akkor a procedura megfelelő számú ismétlését követően az inger önmagában is képessé válik a táplálék közvetlen hatását pl. nyáleválasztást produkálni. Ez a jól ismert pavlovi vagy klasszikus nyáleválasztásos feltételes reflex, amelyben a tanulás ténye abban nyilvánul meg, hogy az inger egy tőle idegen, új hatás kiválasztására vált alkalmassá. Mik a tanulás feltételei? Egyrészt az, hogy az állat éhes legyen, másrészt az, hogy az ingerek prezentálása megfelelő szekvenciában és kontiguitásban történjék, tehát, hogy a leendő feltételes inger következetesen megelőzze a feltétlen inger, a táplálékot. És mit tekinthetünk megerősítésnek? Egyértelműen a táplálékot, tehát a feltétlen inger

hatását. A megerősítés tehát időben követi a feltételes ingert, és megelőzi a feltétlen választ.

A védekező feltételes reflex. Ha a kísérleti állat talpára fájdalmas elektromos sokkot mérünk, ami végtagflexiót vált ki és ezt megelőzően, legalább 100 msec-al korábban (**Pakovich**, 1956) egy indifferens ingert prezentálunk, akkor a két inger néhányszori társítását követően az indifferens inger önmagában is képessé válik a végtagflexió kiváltására. Ez az először **Bechterev** (1933) által alkalmazott, de a klasszikus procedúra szerint kialakított védekező feltételes reflex, amelyben a tanulás ténye abban nyilvánul meg, hogy a korábban indifferens inger egy specifikus, feltétlen somato-motoros reakciót vált ki. A tanulás feltételei ismét a CS és US következetes sorrendje és kontiguitása. A megerősítést a fájdalmas shockkal, tehát ismét egy US-al azonosítják, amely ebben az esetben is követi a feltételes ingert és megelőzi a feltétlen választ.

Az instrumentális megközelítő válasz. Ha egy éhes állatot olyan szituációba helyezünk, ahol az állat spontán viselkedésének valamelyik mozzanata, pl. egy emelő véletlen lenyomása táplálékot juttat a szituációba, akkor ez a magatartási mozzanat más magatartási mozzanatok rovására egyre fokozódó gyakorisággal jelentkezik. (**Skinner**, 1938). A tanulás ebben az esetben abban nyilvánul meg, hogy egy eredetileg inszignifikáns magatartási megnyilvánulás jelentkezésének valószínűsége nő. Mik a tanulás feltételei? Az, hogy az állat éhes legyen és, hogy a kritikus magatartási mozzanat a leendő instrumentális válasz és a táplálék megfelelő sorrendben és kontiguitásban kövessék egymást. A megerősítés az előbbi esethez hasonlóan a táplálék, tehát egy feltétlen inger. Az előbbi esettel ellentétben azonban itt a megerősítés követi a leendő feltételes, vagy instrumentális választ.

Az elhárító válasz. Ha az előbbihez hasonló kísérleti szituációban a fájdalmas sokkokat egy figyelmeztető ingerrel előre jelezzük, és ha következetesen nem adunk sokkokat olyankor, amikor a figyelmeztető inger hatásának meghatározott tartama alatt az állat elvégez egy általunk kiválasztott mozgást fogja kiváltani. A tanulás tehát az előbbi esettel szemben abban nyilvánul meg, hogy az állat nem csak megszüntetni, hanem elkerülni is képes a fájdalmas behatást. Arra a kérdésre, hogy mi erősíti meg a sikeres választ, nehéz egyértelmű választ adnunk. Mivel ebben az esetben nincsen

fájdalmas shock, a sikeres válasz elvégzésekor tulajdonképpen semmi nem történik. (**Bolles**, 1967). Érvelhetünk azzal, hogy az elhárító (avoidance) válasz eredetileg szökési (escape) válaszként jelentkezett, tehát valójában ebben az esetben is a fájdalom megszűnése, azaz egy primer drive redukciója volt a megerősítő hatás. Ezzel a magyarázattal csak az marad továbbra is probléma, hogy mi tartja fenn az elhárító választ további drive redukciók nélkül. Ez a magyarázat azonban azért sem meggyőző, mert ismert tény, hogy az elhárító válasz akkor is kiépül, ha nem azonos az escape válasszal. (**Mowrer** és **Lamoreaux**, 1942). Ha például a fájdalmas shockok megszüntetésének feltételeként azt tűzzük ki, hogy az állat a levegőbe ugorjon, de mellőzzük a shockokat, akkor ha az állat az utóbbi elhárító válaszként fog hamarosan jelentkezni annak ellenére, hogy soha nem szüntetett meg fájdalmat, tehát a jelentkezését nem kísérte semmilyen megerősítésnek minősíthető esemény. A dilemmán a figyelmeztető inger (CS) szerepével kapcsolatos meggondolások segíthetnek. Feltételezhetjük, hogy a figyelmeztető inger a fájdalommal történt sorozatos társítások során a fájdalom jelzőjévé, tehát egy félelmet okozó, averzív motiváló ágenssé válik, amely ha az elhárító mozgás jelentkezésekor megszűnik ugyanolyan megerősítő hatású, mintha maga a fájdalom szűnt volna meg. A megerősítés ezek szerint egy tanult drive, a félelem redukciójával lenne azonos (**Mowrer**, 1960). Ezt az interpretációt megerősíteni látszik az a tapasztalat, hogy ha a figyelmeztető inger rövidebb annál semhogy az állat valamilyen mozgása megszüntethetné, akkor az avoidance válasz megtanulása igen nehéz vagy lehetetlenné válik. (**Mowrer** és **Lamoreaux**, 1942). A problémát azonban további két tény komplikálja. Bizonyos válaszok, például patkány esetében a hátsó lábakra állva történő ágaskodás (rearing) akkor sem válnak avoidance válasszá, ha egyúttal escape válaszok is voltak, tehát fájdalmat szüntettek meg. (**Bolles**, **Weisinger**, **Morman** 1968). Eszerint tehát bizonyos magatartási minták akkor sem erősíthetők meg, ha az egyébként hatásos megerősítő tényező jelenléte biztosan megállapítható. Erre a paradoxonra a későbbiekben még vissza fogunk térni.

Megállapítást nyert az is, (**Bolles** és **Grossen**, 1969), hogy a figyelmeztető inger megszűnésénél sokkal hatásosabb, ha az avoidance válaszként kiváltott mozgás jelentkezésekor egy újabb, biztonságot jelző szignált prezentálunk. Ha ezt a szignált

megerősítő hatásának minősítjük, akkor miben rejlik a megerősítő hatás? Ez az inger azt jelzi, hogy a veszély elmúlt, tehát lényegében csak információközlés. A megoldás azért nem vonzó, mert ezzel a végleges választ csak elódázzuk, és a megerősítés mechanizmusát az információközlés mögött álló mechanizmusra hárítjuk. Valójában a szituáció minden ingere informál. A figyelmeztető szignál arról informálja az állatot, hogy a shock várható, megszűnése pedig arról, hogy a veszély elmúlt. A figyelmeztető inger megszűnésének tehát ugyanaz a hatása, mint a biztonsági inger jelentkezésének. A figyelmeztető inger félelmet vált ki, a biztonsági inger jelentkezésének. A figyelmeztető inger félelmet vált ki, a biztonsági inger pedig csökkenti a félelmet. Erre utal az a tény is, hogy más averzív szituációban alkalmazva, mint ahol kialakítottuk, a biztonsági inger csökkenti az elhárító válaszok számát. Ebből arra következtethetünk, hogy a biztonsági inger megerősítő hatása tulajdonképpen szintén félelmet csökkentő hatásában, vagyis abban áll, hogy a veszélyt jelző ingerek hatásával interferálva a veszély és a biztonsági szituáció közti határt kontrasztosabban, tehát a félelemcsökkenés vagy drive redukció hatását intenzívebbé teszi. A biztonsági szignál megerősítő hatását tehát nem szükségszerűen kell egy genuin új típusú megerősítő mechanizmussal összekapcsolnunk. Vonzóan egyszerűnek látszana az az alternatíva, amit **Bolles** (1970) javasolt az elhárító megerősítés dilemmájának megoldására, hogy az elhárító válasz kialakításában a döntő a fájdalom büntető hatása, amely minden választ elnyom annak az egynek a kivételével, amelyet nem követ büntetés. Eszerint az elhárító válasz nem azért manifesztálódik, mert valami megerősíti, hanem azért, mert semmi nem gátolja a jelentkezését. Plauzibilis hipotézis, de megoldatlanul hagy egy fontos kérdést. Azok a rivális válaszok, amelyeket a kondicionálás során a fájdalom büntető hatása fokozatosan elnyom, permanensen eltűnnek, tehát fel kell tételeznünk, hogy ez a represszív hatás maga is tanult folyamattá válik. Kérdés, áll-e a tanult hatás mögött megerősítés, és ha igen mi az? A válasz egyértelműen csak az lehet, hogy a megerősítő hatás maga a fájdalom vagy a félelem. Ha ezeket úgy fogjuk fel, mint primer és szekunder drive hatásokat (**Miller**, 1951), akkor a válaszok maradandó repressziójában megnyilvánuló tanult hatás mögött megerősítő hatásként drive indukciót kell feltételeznünk. Az avoidance válasz példája tehát két, mechanizmus és

hatás szempontjából ellentétes megerősítő hatást sejtet, melyek közül az egyik a drive indukció feltétele, a másiknak a drive redukciós megerősítő hatásnak.

Instrumentális viscerális válaszok. Ha szomjaztatott kutyát minden spontán nyálszekréciós periódust követően következetesen vízzel jutalmaznak, akkor a nyálszekréció progresszíven fokozódik, ha pedig a spontán nyáleválasztás szüneteit jutalmazza vízzel, akkor a spontán nyálszekréció progresszíven csökken. (**Miller és Carmona**, 1967). Mivel a jelenségek kialakulása kapcsán nem jelentkeznek olyan szomatikus tünetek (rágás, lihegés), amelyeket közvetítő reakcióként felelőssé tehetnénk a nyálszekréció változásaiért, el kell fogadnunk, hogy a kísérlet viscerális válasz instrumentális kondicionálhatóságát demonstrálja. A kísérlet teoretikus jelentőségét a közelmúltban olyan sokan méltatták, hogy feleslegesnek látszik erre kitérnünk. A kísérlet fontos argumentumot szolgáltatott annak a hagyományos nézetnek az elutasításához, hogy zsigeri válaszok csak klasszikus procedúrával kondicionálhatók. **Miller** és munkatársai a fenti megállapítást támogató evidenciát nyertek más zsigeri válaszok vizsgálata során is (szívműködés, vérnyomás, vese és bélműködés). Ezekben az esetekben azonban megerősítésként jutalmazó hatású centrális elektromos ingerléseket alkalmaztak. A nyálszekréciós kísérletet azért választottuk demonstrációs kísérletként, mert ebben az esetben a megerősítő inger a víz, természetes ágens tehát megengedi, hogy összehasonlítsuk a pavlovi kondicionálással, ahol ugyancsak nyálszekréció a feltételes válasz. A centrális ingerléssel kiváltott megerősítő hatás, mint látni fogjuk, kritikus szempontokat vet fel, azért ezeknek megvitatását későbbre halasztjuk.

Térjünk vissza most azokhoz a stereotip kérdésekhez, amelyeket a korábbi kísérletek kapcsán is feltettünk. Mi a tanulási folyamat lényege viscerális válasz instrumentális kondicionálásakor? Az, hogy az eredetileg véletlenszerűen jelentkező, nyálszekréciós periódusoknak, vagy a nyálszekréció szüneteinek a frekvenciája az itatással történt társításokat követően szignifikánsan fokozódik, illetve csökken. A tanulás feltétele az, hogy az állat szomjas legyen, tehát drive hatás alatt álljon és, hogy a víz prezentálása kontiguitásban legyen a nyálszekréció változásaival. A megerősítés, a víz ugyanúgy, mint az instrumentális kondicionálás más eseteiben, követi a megerősítendő választ. A klasszikus feltételes nyálreflex két szempontból mutat

eltérést ettől. A megerősítő, a táplálék egyrészt megelőzi, másrészt egyúttal ki is váltja a leendő feltételes választ, a nyálszekréciót. Az instrumentális nyálreflex esetén a megerősítés nincs feltétlen kapcsolatban a nyálszekrécióval. A víz a szájban nem ingere a nyálszekréciónk, sőt talán antagonizálja is. Ebből, mint az instrumentális megerősítés más eseteiből is arra kell következtetnünk, hogy a megerősítés ne szükségszerűen preexistáló kapcsolatokat, hanem aspecifikus jelleggel minden választ erősít, ami megelőzte. Ez tükröződik a jelen példában abban, hogy a víz a nyálszekréció fokozódását és szuppresszióját egyaránt képes megerősíteni. Csak azt nehéz megérteni, hogy ez a kétirányú megerősítő hatás annak ellenére, hogy mindkét esetben ugyanazon cél, a szomjúság kielégítését eszközli ki, szomatikus következményeit illetően miért nem szimmetrikus. A nyálszekréció fokozódását erősítő hatás kapcsán ugyanis az állat aktívabb, szuppressziójakor viszont álmosává válik (Miller, 1970). E paradox tény magyarázatára saját megerősítési koncepciónk kifejtésekor teszünk majd kísérletet.

Ami a megerősítés természetét illeti a drive-redukciós hipotézis az instrumentálisan kondicionált nyálreflex esetén is érvényesíthetőnek látszik. A víz csak akkor megerősítő hatású, ha az állat szomjas, tehát ha a drive állapotot csökkenti vagy megszünteti. Ezzel a konklúzióval, csak az elektromos ingerléssel indukált megerősítő hatás látszik ellentétben állni.

A megerősítés, mint a magatartási válasz jelentkezési valószínűségével összefüggő hatás

Ha egy táplálékkal és folyadékkal szatiált, de futási lehetőségeiben korlátozott patkány véletlenszerűen jelentkező spontán ivási aktusait azzal jutalmazzuk, hogy egy forgódobban rövid ideig futni hagyjuk, akkor az ivási aktusok száma e procedúra eredményeként progresszíven nőni fog. Ha egy mozgásban nem korlátozott, de szomjaztatott patkányt minden futási reakcióját követően vízzel jutalmazunk, akkor a szporadikus futási reakciók száma szignifikánsan nőni fog.

Premacknak (1962) ezt a kísérletét, illetve erre épített megerősítési teóriáját sokan úgy értékelik, mint a megerősítési probléma megközelítésének genuinán új és eredeti útját. A kísérlet első pillantásra valóban tökéletesen fejetetejére állítja, vagy

legalább is bizonytalanná teszik mindazt, amit a megerősítés természetét illetően korábban ismertetett példákból levontunk. Mi okozza a meglepetést? Ahogy maga Premack megállapítja egyrészt az, hogy a kísérletben korábban stabilis megerősítő hatásúnak elismert jelenségek, pavlovi terminológiával feltétlen reflexek válnak a megerősítés tárgyává, másrészt az, hogy a kísérlet tanúsága szerint a megerősítő és megerősített funkció viszonya reverzibilis. A kísérletből **Premack** azt az alapvető konklúziót vonja le, hogy a megerősítés egy válasz jelentkezési valószínűségéhez kötött hatás. Bármilyen válaszpár jelentkezése esetén a valószínűbb válasz fogja megerősíteni a kevésbé valószínűt. Ez az interpretáció kétségtelenül tökéletesen egybevág a modellként használt kísérletek tényeivel. Emellett logikailag briliáns általánosítás, mert látszólag extrémén eltérő természetű jelenségekben egyetlen terminussal, a valószínűség fogalmával képes megragadni azt a hatást, amiben közösek. Ha azonban a logikai élmény varázsából magunkhoz térve feltesszük a kérdést, hogy valójában közelebb jutottak-e ezzel a fogalmazással a megerősítés természetéhez, akkor némi elemzés után arra a következtetésre jutunk, hogy a logikai manőver szépségén kívül alig kaptunk valamit.

A futás kétségkívül akkor erősíti meg az ivást, ha jelentkezési valószínűsége nagyobb az ivásénál. A futás jelentkezési esélyei azonban nem önmaguktól adóttak, hanem mi hozzuk létre azzal, hogy az előkészítő procedúra során jelentkezését megakadályozzuk. A válasz megjelenési valószínűségének tehát objektíven kontrollálható feltétele van. Ez a feltétel a válasz jelentkezési tendenciájának akadályozása vagy gátlása. A válaszok valószínűsége mögött tehát olyan feltételek állnak, amelyek procedurális szempontból általánosíthatók. Erre az általánosításra tett kísérletet **Hull** (1943) a szükségállapot és a drive fogalmaival. **Premack** az általa javasolt megerősítési modellben értelmetlennek vagy félrevezetőnek látja a drive fogalmát, és ezt azzal indokolja, hogy az evés és ivás, bár megerősítők, maguk is megerősíthető válaszok. Arról azonban elfeledkezik, hogy az evés és ivás, mint aktusok csak akkor megerősítő hatásúak, ha az állat éhes vagy szomjas, azaz ha motivált. Ebből a megfontolásból és kísérlet tényeiből következően az evés és ivás csak akkor megerősíthető instrumentális válaszok, ha nem vagy kevésbé motiváltak, mint valamilyen más válasz. A válasz valószínűsége tehát egy statisztikai terminussal

és közvetve tulajdonképpen a megerősítés motivációs feltételére céloz. Nehéz belátni, hogy az a kísérleti procedura, amelyet **Premack** használ a megerősítő hatás produkálására, az ivás esetén a szomjazzatás és futás esetén a mozgás korlátozása lényegileg miben különbözik attól a feltételtől, amelyhez **Hull** kötötte a szükségállapot és a drive kialakulását. Az ivás és futás, ha megerősítenek, egyaránt azért erősítenek meg, mert megszüntetik azt az állapotot, amely szerepet játszott létrehozásukban. Valójában tehát a drive redukciós megerősítési elv bukkan ismét elénk. **Premack** megerősítési modellje ezek szerint nem más, mint a drive redukciós hipotézis statisztikai álruhába öltöztetett változata. Amivel hozzájárul a megerősítés természetének feltárásához, az legalábbis számunkra ahhoz a tényhez kapcsolódik, amelynek ő nem tulajdonít teoretikus jelentőséget, hogy t.i. gyakorlatilag minden funkció megerősítő hatásúvá tehető akkor, ha megjelenési tendenciát mutat, de akadályozzuk. Ez ugyan egyértelmű azzal is, hogy a funkció jelentkezési valószínűségét növeljük, de ez a fogalmazás számunkra azért nem kielégítő, mert a valószínűség fogalma inkább lezárja, mint feltárja a mögötte álló okok felderítését. Ha valamivel előbbre jutottunk **Premack** megerősítési modelljével, akkor ez az a sejtés, hogy a megerősítő hatás nem magának a drivenek a csökkenésével, hanem annak a hatásnak a megszűnésével lehet kapcsolatos, ami akadályozta a drive hatásának érvényesülését. Konkrétebben fogalmazva, az ivás nem azért erősít meg, mert megszünteti az ivási drivet, (ha így lenne, akkor az állat nem inna), hanem azért, mert a víz jelenlétében megszűnik az, ami az ivási drive érvényesülését akadályozta. Ezt a gondolatot részletesebben a drive redukciós principium kritikai elemzése során fogjuk kifejteni. Zárószóként még csak annyit, hogy mindazt, amit **Premack** kísérletével kapcsolatosan felhoztunk, csak a pozitív megerősítéssel kapcsolatos. **Premack** (1965; 1969) teóriája akárcsak **Hull**-é az averzív megerősítésre nem ad javaslatot. A hipotézis megfordítása, a drive redukciós hipotézis esetében néha értelmes, tehát elképzelhető, hogy a drive indukciója averzív megerősítő hatás lehet, az a feltételezés azonban, hogy a válasz jelentkezésének a valószínűtlensége negatív megerősítő hatás, ha nem is abszurd, nem sokkal visz közelebb a negatív megerősítés természetéhez.

Sensoros prekondicionálás

Az az alapvető kísérleti paradigma, amely a sensoros prekondicionálással jelzett tanulási jelenséget demonstrálja, három stádiumból áll. A kísérlet első stádiumában több száz alkalommal két szimultán prezentált indifferens inger, például fény és hang hatásának vetik alá az állatot. A második stádiumban a két inger közül egyiket, mondjuk a hangot stabilis hatású feltételes szignállá alakítják át, például úgy, hogy végtagflexiót okozó elektromos shockkal társítják. Ezt követően a kísérlet harmadik stádiumában a fényinger hatását ellenőrzik úgy, hogy önmagában, tehát a hanginger nélkül prezentálják. A tapasztalat az (**Broden**, 1939), hogy a fény, ha nem is ugyanolyan szignifikanciával, mint a hang, de szignifikánsabban, mint az előzetes társításban nem szerepelt más ingerek kiváltja a feltételes választ, tehát példánkban a végtagflexiót. Mivel a fényinger soha nem volt kapcsolatban a fájdalmas ingerrel a feltételes választ kiváltó hatása csak azzal magyarázható, hogy a fény és hang között társításaik során maradandó kapcsolat keletkezett. A jelenség, ha kvantitatív mutatói nem is impresszionálóak, úgy látszik kétségtelenül létezik, tehát számolnunk kell a belőle eredő konzekvenciákkal. Kikerülhetetlen az a konklúzió, hogy indifferens ingerek szimultán prezentálása megvalósíthatja a tanulás minimális feltételeit. Hogy nem generalizációs, vagy szenzitizációs hatásról, hanem valóban maradandó funkcionális kapcsolatról van szó, azt az a tény bizonyítja, hogy a párosításban szerepelt ingerhatás mindig szignifikánsabb, mint más ingerek.

Broden fent idézett eredeti kísérlete a bosszantó problémák egész sorát jelenti tulajdonképpen mindegyik jelenlegi tanulási koncepció számára. Ami a tanulás mibenlétét illeti, a jelenség prima facie ingerek közti kapcsolatra tehát S-S típusú tanulásra utal. Ez egybevág a kognitív iskolák várákozásaival, de nem fedi a kontiguitás tapasztalati törvényét, amely azt követeli meg, hogy az összekapcsolandó ingerek időben szorosan kövessék egymást, de ne essenek egybe. A S-R és megerősítéses teóriák számára a jelenség többszörös nehézséget jelent. A kapcsolatból látszólag hiányzik a magatartási válasz, a kontiguitás és a megerősítés is. Az első nehézséget a frakcionált anticipált célválasz (rG-sG-konstrukció) implikálásával igyekeztek eliminálni, amit **Kimble** (1961) szerint mindig olyankor hoz elő a S-R álláspont, amikor a tények nyilvánvalóan kognitív interpretációt igényelnének. E magyarázat szerint az indifferens ingerek hatását tulajdonképpen, ha nem is látszik

válaszok is kísérik (hogy milyen válaszok azt illetően nem kvalifikálják az állítást) e válaszok pedig proprioceptív ingereket termelnek. Feltételezik, hogy a kísérlet első stádiumában klasszikus kondicionálási mintára tulajdonképpen az ingerek és e következményes proprioceptív ingerek közt jönnek létre kapcsolatok, és a kísérlet harmadik fázisában ez a kapcsolat, mint közös elem közvetíti az ingerek valamelyikéhez kapcsolt feltételes választ. (**Bitterman, Reed, és Kubala, 1953; Coppock, 1958; Seidel, 1958; 1959; Osgood, 1953**). Az elképzelt mechanizmust nem tartjuk egészen alaptalannak, de ez az interpretáció is nyitva hagyja a kontiguitás és a megerősítés kérdését. Szerencsére a szenzoros prekondicionálással kapcsolatban végzett későbbi vizsgálatok valamivel enyhítették a probléma súlyosságát, és több támpontot adtak a kérdés megközelítésére, ha nem is megoldására.

A későbbi vizsgálatok során kiderült, hogy a szenzoros prekondicionálás két szempontból is fedi a klasszikus kondicionálással kapcsolatos procedurális követelményeket. Egyrészt megállapítást nyert (**Silver és Meyer, 1954; Coppock, 1958**), hogy az indifferens ingerek kontiguus társítása sokkal hatásosabb, mint a szimultán párosítás. Másrészt azt is megállapították, hogy a kontiguitásban párosított ingerek első tagjának a megerősítéskor a második inger nem váltja ki a feltételes választ, tehát backward kondicionálással nem jön létre a kapcsolat. További fejtörést okoz azonban az a klasszikus kondicionálási tapasztalattal szemben álló tény, (**Hoffeld, Thompson, Brogden, 1958**), hogy az ingerek közti intervallum növelése 0-tól 4 szekundumig arányosan javította a kondicionálás hatásosságát. A hagyományos kísérleti tapasztalat szerint a társítás optimuma jóval rövidebb, fél szekundum körül mozog. Mindent összevetve, a hivatkozott vizsgálatok a szenzoros prekondicionálással előállítható tanulási folyamat megbízhatóságát és ezzel a vele kapcsolatos problémák jelentőségét is inkább növelték, mint csökkentették. Az eddigi vizsgálatok többé-kevésbé megnyugtató választ adtak a szimultán verzus kontiguitásban történő ingerközlés problémájára, de megoldatlanul hagytak más problémákat. Kíséreljük meg szokásos kérdéseinkkel körülhatárolni, hogy mik ezek a maradó problémák.

Arra a kérdésre, hogy mi a tanulás lényege ebben az esetben még a mediációs hipotézis akceptálása esetén is azt kell válaszolnunk, hogy ingerek közti kapcsolat. A tanulás feltételeit illetően az utóbb idézett kísérletek azt a választ adják, hogy a

társítandó ingerek időbeni kontiguitása. Olyan speciális motivációs vagy drive feltételeket, mint amelyek a korábban demonstrált esetekben kivétel nélkül jelen voltak, nem látunk. Legfeljebb azt mondhatjuk, hogy a motivációs feltételt az állat éberségi állapota jelenti. Ha a prezentált ingerek valóban indifferensek, akkor nincs okunk feltételezni, hogy ezek az általános éberségi szintet vagy motivációt olyan jelentősen befolyásolják, hogy azt drive indukciós vagy drive redukciós változásként megerősítő hatásúnak minősíthetnénk. Olyan megerősítő koncepciók követelményeinek megfelelne, nem találunk. Ha mégsem akarjuk ezzel a konklúzióval lezárni a problémát, és tovább kívánunk nyomozni megerősítési lehetőségek után, akkor az alábbi kérdés, amit a fentiekben nyitva hagytunk, látszik alkalmasnak a kiindulásra. Mi az oka annak, hogy az indifferens ingerek kontiguitásban történő közlése szignifikánsan hatásosabbnak bizonyul, mint a szimultán ingerközlés, tehát, hogy valóban ezt tekinthetjük a jelenség megbízható előállításában a nélkülözhetetlen feltételnek? Elképzelhető, hogy az ingerek szekvenciában történő közlése, ha feltűnő magatartási jelekben nem is jut kifejezésre, már elegendő annak a minimális kritikus változásnak a létrehozásához, ami fedi a megerősítés követelményét? Úgy véljük, hogy igen, és erre a lehetőségre konkrétan a kondicionálás idői paradoxonának tárgyalásakor fogunk rámutatni. (XI. fejezet).

Thompson és Welker (1963) hangingerekkel kiváltott orientációs válaszok elemzése során azt állapítottuk meg, hogy a válasz habituációja általában 5 ismételt prezentálást (trial) követően kezdődik el, továbbá, hogy hosszabb tartamú ingerek nagyobb válaszokat váltanak ki. Határozottan ezzel mutat összefüggést az a tény, hogy hosszabb tartamú hanginger fokozza a szenzoros prekondicionálás nagyságát, másrészt magyarázatot kap az az egyébként paradox lelet, hogy négy társítás eredményesebb, mint kevesebb (1-2) vagy több (8-800) **Hoffeld, Thompson és Brodgen**, 1958; **Hoffeld, Kendall, Thompson, Brodgen**, 1960). E tények valamint azon újabb lelet alapján (**Thompson és Kramer** 1965), hogy asszociációs kéregterület (g. suprasylvianus) sérítése rontja, somatosensoros kéregterület sérítése pedig érintetlenül hagyja a szenzoros prekondicionálást, arra következtetnek, hogy a jelenség a figyelem és orientációs konstrukciók keretében értelmezhető legelőnyösebben. Javaslatuk tulajdonképpen mediációs hipotézis, amely az időben egymást fedő orientációs

válaszokban látja a közvetítő ágenseket. Ez a megoldás, mint később látni fogjuk, lényegében azonos a sajátunkkal. Ha egyelőre mégsem értünk egyet vele az csak azért van, mert ezzel a megoldás az orientációs-figyelmi aktus genezisére hárul, amelyet mi nem tekintünk megoldottnak (orientáció, mint ismeretlen ingerre adott specifikus, veleszületett válasz) és amelynek a mechanizmusát újabb neurofiziológiai evidenciák sem teszik érthetővé (Thompson és Bettinger, 1970). Mi az orientációs-figyelmi válasz geneziséét a megerősítésnek egy olyan mechanizmusával hozzuk kapcsolatba, amelyet két indifferens inger megfelelő szekvenciában történő alkalmazása is megvalósít már.

Látens tanulás. A látens tanulás eddig számontartott öt változata közül (MacCorquodale és Meehl, 1954) egy olyant választottunk ki demonstrációs célokra, amelyikben leghatározottabban jut kifejezésre a megerősítés problémája.

Ha folyadékkal és táplálékkal **jóllakatott** patkányokat rendszeresen egy olyan Y útvesztőben futtatunk, amelyiknél egyik szárában nedves táplálékot helyeztek el, akkor ezt követően az éheztetett és szomjaztatott állapotban végzett ellenőrző futtatások során az állatok fokozott tendenciát mutatnak az Y azon szárának felkeresésére, ahol korábban a táplálék volt. (Thwisthletwaite, 1951)

Lássuk először, hogy mi a tanulás folyamat ebben a kísérletben. Nyilvánvalóan az, hogy a kísérleti apparátus, azaz egy eredetileg ismeretlen ingerkomplexus és az ismert, de aktuálisan jelentőség nélküli táplálék, mint inger között tartós kapcsolat létesül. A kapcsolat számszerűen abban a tényben jut kifejezésre, hogy az állat éhesen előnyben részesíti az apparátusnak azt a részét, ahol korábban táplálékkal találkozott. Lényegét tekintve tehát ugyanúgy, mint a sensoros prekondicionálás esetén ingerek közti, S-S tanulásról van szó, ami látszólag ismét a kognitív álláspontot támogatja.

A két jelenség valóban közelebb is áll egymáshoz, mint ahogy azt a kialakításukhoz szükséges procedúrák különbségei első pillanatra mutatnák. Mindkét kísérletnek van bevezető, előkészítő és ellenőrző stádiuma. A bevezető stádiumban az állat ismeretlen vagy jelentőség nélküli ingerekkel találkozik, és a tanulás tapasztalati feltételei közül csak az idői feltétel adott. A kísérlet második stádiumában a korábban társított ingerek egyikének jelentőségét megnövelik, vagy helyreállítják (pl. elektromos sokkal, illetve éheztetéssel) és az utolsó stádiumban ellenőrzik az eredetileg ismeretlen vagy jelentőség nélkül hagyott inger hatását. Ha az inger

hatékonyak mutatkozik és hatása azonos vagy hasonlít ahhoz az ingeréhez, amellyel hatékonyá tették, akkor ez a tény arról tanúskodik, hogy a két inger között tartós kapcsolat alakult ki a kísérlet első stádiumában.

A szenzoros prekondicionálás és a látens tanulás abban is hasonlít egymáshoz, hogy kvantitatív szempontból egyik sem impresszionáló jelenség, de létezésük nem is tagadható. Ezért tehát ismételten szembe kell néznünk azzal a kérdéssel, amely a látens tanulási kísérlet alapvető racionaléja, hogy létezhet-e tanulás megerősítés nélkül.

A lehetséges megoldások egyike **Hull**-é (1952), amely ebben az esetben is az rG-sG konstrukcióra épít. Hull tehát azt tételezi fel, hogy táplálék szatiált állapotban is kivált egy minimális megerősítő hatású célválaszt és az ismeretlen inger (a kísérleti apparátus megfelelő ingerei) ezzel kapcsolódik össze. Éheztetett állapotban a motiváció ennek a minimális kapcsolatnak az erősítésével hozná létre a korrekt instrumentális választ, az apparátus megfelelő helyének megközelítését. A magyarázat ebben az esetben valamivel meggyőzőbb, mint a szenzoros prekondicionálás esetén volt, mert legalább adottak azok a specifikus ingerek, amelyek alkalmasak lehetnek a frakcionált célválasz kiváltására. Mint ahogy azonban azt maga Hull is jól tudta, ez az interpretáció nem érvényes a látens tanulás azon eseteiben, ahol a frakcionált célválaszt kiváltó inger a kísérlet első fázisában nincs jelen, mint pl. **Tolman** és **Honzik** (1930) klasszikus látens tanulós kísérletében. Tanulásra utaló határozott jelek azonban itt is vannak (a tanulás gyorsasága a kísérlet második stádiumában, megerősítő hatás jelenlétében).

További lehetőségként feltételezhetjük, hogy a kísérleti apparátus, mint idegen inger kezdetben félelmet vált ki, és a táplálék, mint a környezet egyetlen ismert ingere, némi relaxációt, tehát drive redukciót okoz, és ez a megerősítő tényező felelős azért, hogy az állat az Y táplálék szárát gyakrabban keresi fel. Ezt a magyarázatot meggyőzőbbnek találjuk, mint az előbbi, de ez sem vonatkoztatható a látens tanulás azon eseteire, ahol, ismert incentív nincs a kísérleti szituációban a kísérlet első stádiumában.

A demonstrációs kísérletben a megerősítés alapjául szolgáló specifikus motiváció jelenlétét az a tény látszik biztonsággal kizárni, hogy az állat szatiált. **Hull** iménti interpretációjában azzal a lehetőséggel operál, hogy a szatiáció nem teljes.

Ennek a feltételezésének a fordítottja azonban nem kevésbé valószínű, nevezetesen az, hogy a szatiáció teljes és a táplálék ingerei nem éhséget, hanem ennek a fordítottját, averziót és elfordulást, tehát egy negatív emocionális-motivációs állapotváltozást okoznak. Vajon nem képzelhető el, hogy az állat a táplálék helyét ennek az averzív motivációs változásnak (vagy drive indukciónak) a segítségével tanulja meg, és a motiváció 180 fokos megfordulásakor, tehát éhség esetében úgy emlékszik rá, mint megközelítendőre? Ez a lehetőség nem logikai megfontolások, hanem a hypothalamusból elektromos ingerlésekkel kiváltott ellentétes jellegű motivációs hatások értelmezése kapcsán merült fel. A megfelelő (XII.) fejezetben vissza fogunk térni rá. Ha tények meg is erősítik ezt az interpretációt, újból meg kell állapítanunk, hogy ez sem univerzális magyarázat, nem vonatkoztatható a látens tanulás összes ismert példáira.

A végső konklúzió ezek szerint tehát az, hogy a látens tanulás meggyőző bizonyíték a megerősítés nélkülözhetőségnek? Nem szükségszerűen. A végső konklúzió lényegében azonos azzal, mint amire a szenzoros prekondicionálás esetében jutottunk. A probléma lényege a látens tanulás esetében is az, hogy nem találunk specifikus motivációt, amelynek változásai a megerősítés alapjául szolgálhatnának. Ebben az esetben is adott azonban az állat ébersége, mint aspecifikus motivációs állapot és a tanulás idői feltétele, az ingerek kontiguitása. Az utóbbi kritikus jelentősége világosabban tükröződött a szenzoros prekondicionálási jelenség esetében, mint itt, amit azonban inkább az eltérő procedúra (klasszikus és instrumentális) mint az idői feltétel tényleges hiánya magyaráz meg.

Ha tehát kinyomozható a megerősítésnek valamilyen minimális foka a tanulásnak e tünékeny formája mögött, akkor azt a kontiguitásban érvényesülő ingerek egymásra hatásában kell keresnünk.

Az indifferens inger megerősítő hatása.

Alapvető biológiai igényeit illetően kielégített patkány szignifikánsan frekvensebben fog egy pedált lenyomni, ha e választ a sötét kísérleti kamra rövid megvilágítása követi. (**Kish**, 1955).

Lényegében tehát instrumentális mintára kialakult tanulási folyamatról van szó. A kísérleti procedúra eredményeként egy eredetileg véletlenszerű válasz, a pedálynomás jelentkezési frekvenciája szignifikánsan megnő. A feltételes kapcsolatban szereplő elemeket illetően vagy azt tételezhetjük fel, hogy a környezet ingerei és a pedálynomási aktus között keletkezett maradandó kapcsolat, vagy egyszerűen azt, hogy a válasz emittálásáért felelős, közelebbről meghatározhatatlan mechanizmus változott meg úgy, hogy frekvensebben emittálja a választ. Számunkra az első feltételezés a valószínűbb, de ennek megvitatását későbbre hagyjuk. A kérdés, amelyre pillanatnyilag választ kell keresnünk az, hogy mik a tanulás szükségszerű feltételei. Konkrétebben, van-e megerősítő hatás ebben az esetben, és ha igen, összefüggésbe hozható-e a hagyományos megerősítés mögött feltételezett mechanizmusokkal. Mivel az egyetlen definiálható változás a kísérleti helység rövid megvilágítása kontiguitásban van a pedálynomással, vitán felül áll, hogy ha van egyáltalán megerősítés, akkor azt ebben a változásban kell keresnünk. Miért megerősítő hatású a fény.

Hogy fényingerrel kapcsolatos változások megerősítő hatásúak lehetnek, az az idézett kísérletet megelőzően is ismert volt már. Erős fényhatásnak kitett patkányok gyorsan megtanulnak egy olyan instrumentális választ, amely a megvilágítás csökkenését eredményezi. (Flynn és Jerome, 1952; Hefferline, 1950; Keller, 1941). Mivel jól ismert, hogy a patkány fénykerülő állat, nagyon valószínű, hogy az erős fény averzív motivációs állapotot hoz létre. Az a mozgás amely a megvilágítás intenzitásának csökkenését eredményezi, valójában ezt az averzív állapotot csökkenti. Lényegében tehát instrumentális szökési (escape) válaszról van szó, amelyben a megerősítés drive redukcióval azonosítható. A fent idézett kísérletben azonban ennek a fordítottja történik. A pedálynomás annak következtében lesz instrumentális válasz, hogy a megvilágítás növekedését eredményezi. A drive redukciós megerősítési mechanizmus ebben az esetben csak azzal a megfontolással lenne implikálható, hogy a megerősítést nem maga a fény mint inger, hanem az okozza, amit a fény hatására az állat a környezetben lát. Teljes sötétség bizonytalanságot és félelmet, tehát averzív motivációs állapotot okozhat annak ellenére, hogy a patkány fotofób. A megvilágítás azzal, hogy információt szolgáltat a környezet veszélytelenségéről csökkentheti ezt az

averzív állapotot, tehát drive redukciót okozhat. Csupán azt nehéz megérteni, hogy miért nem szűnik meg a megvilágítás hatása azt követően, hogy a patkány meggyőződött a környezet veszélytelenségéről.

Az is elképzelhető, hogy a megvilágítás hatására a környezetnek valamilyen pozitív hatású, incentiv ingere hat megerősítően. Számos kísérleti evidencia bizonyítja, más specieseket illetően is (embert is beleértve), hogy a megerősítés hatásosságát jelentősen fokozza az, ha az instrumentális válasz olyan vizuális ingereket produkál, amelyek valamilyen oknál fogva érdekesek a szubjektum számára, vagy amelyeknek a hatásától tartósan megfosztották. (**Harlow**, 1950; **Butler**, 1953; 1957; **Jones, Williams and Braden**, 1961). Ezek a tapasztalatok ugyan azt a következtetést kínálnák, hogy a fényinger akkor megerősítő hatású, ha az előkészítő kísérleti procedúrával létrehozott spontán kialakult motivációs állapot, (pl. unalom, kíváncsiság) befolyásolja. Ennek a valószínűségét azonban jelentősen csökkenti az a kísérleti tény, hogy nemcsak a sötét kísérleti szituáció megvilágítása, hanem a gyenge világítás fokozása (vagy a moderált megvilágítás csökkentése) is megerősítő hatású. (**Girdner**, 1953; **Berlyne, Salapatek, Gelman és Zener**, 1964). Nyilvánvaló, hogy ebben az esetben a megvilágítás változása nem ad többlet információt az állatnak, a megerősítő hatást tehát csak magával a fényingerrel, mint változásával hozhatjuk kapcsolatba. Óhatatlanul szembe kell néznünk, tehát azzal a ténnyel és a belőle eredő súlyos következményekkel, hogy az indifferens inger önmagában, azaz informatív jelleg nélkül is megerősítő hatású, ha egy válasszal idői kontiguitásban jelentkezik. A feladat tehát az, hogy kielégítő magyarázatot találjunk arra a kérdésre, hogy milyen mechanizmus rejlik e mögött a látszólag jelentéktelen esemény mögött.

Elsőként az az interpretációs lehetőség merült fel, hogy az instrumentális aktus, a pedálynnyomás frekvenciájának növekedése, tulajdonképpen nem tanulás eredményeként, hanem azért jelentkezik, mert a fényinger változása fokozza az általános aktivitást, és ennek eredményeként a véletlen pedálynnyomások számát is. Ezt a plauzibilis feltételezést azonban kizárják az igáskontrollal (yoked control) végzett vizsgálatok, ahol minden pedálynnyomást követően nemcsak a tesztelt, hanem a kontrollként használt állatok környezetében is fokozódik a megvilágítás (**Kling, Horowitz és Delhagne** 1956) másrészt az a tény, hogy két pedál esetén az állat azt a

pedált fogja szignifikánsan többször lenyomni, amelyik a fényváltozást okozza. (**Barnes és Kisch**, 1958). Hasonló következtetést enged meg az a tapasztalat is, hogy kioltás esetén, amikor a pedálynomás nem okoz fényváltozást, az az állatcsoport, amelyik az előzetes training során fényváltozást észlelt, szignifikánsan több pedálynomást produkált, mint a kontroll csoport. (**Forgays és Levin**, 1958; **Berlyne, Salapatek, Gelman és Zener**, 1964).

Berlyne, Koenig és Hirota (1966) azt a kérdést vizsgálta meg, hogy a megerősítésként használt ingerváltozás (fény és hang) újdonsága vagy ismerős volta játszik-e valamilyen szerepet a megerősítő hatásban. Ennek kapcsán egy véletlen lelet révén olyan felismeréshez jutottak, amely minden eddiginél meggyőzőbb interpretációs lehetőséget nyújt az indifferens inger megerősítő hatását illetően. Azt állapították meg, hogy azoknak a kísérleti állatoknak az esetében, amelyeknek a lakóketrece zajos környezetben volt, ismert indifferens fény és hangingerek hatásosabbnak bizonyultak, mint olyan új ingerváltozások, amelyekkel a kísérlet előkészítési fázisában nem találkoztak az állatok. A nyugodt környezetben tartott állatoknál ennek a fordítottját, tehát azt érzékelték, hogy az új ingerek megerősítő hatása nagyobb. E tények interpretálásánál abból a feltételezésből indulnak ki, hogy egyrészt a zajos környezetben tartott állatok ébrenléti (arousal) szintje a kísérlet idején is nagyobb, mint a nyugodt környezetben tartott állatoké, másrészt, hogy az inger újdonsága jelentősebben fokozza az ébrenléti szintet, mint az ismert inger. Ennek alapján arra következtetnek, hogy az első csoport esetében az új inger azért kevésbé potens megerősítő hatású, mert az amúgy is magas ébrenléti szintet averzív szintig fokozná. A nyugodt környezetben élő állatok esetében, ahol az ébrenléti alapszint relatíve alacsony, azért hatásosabb az új inger, mert optimális szintig növeli az ébrenléti állapotot. Ezt az interpretációt az a további kísérleti tény is támogatja, hogy az ébrenléti szintet fokozó vagy csökkentő drogok (metamphetamine és barbitarát) hasonlóképpen befolyásolja az ismert és ismeretlen ingerek megerősítő hatását, mint a természetes környezet ingerei. **Berlyne** (1969) a kísérleti adatok értelmezése kapcsán arra az álláspontra jut, hogy az indifferens inger megerősítő hatása az inger „arousal potential”-jával azonos, amit a fenti tényekből következően az állat aktuális ébrenléti szintje és az ingerrel kapcsolatos korábbi tapasztalatai kölcsönösen határoznak meg. A

megerősítés, mechanizmusát tekintve ezek szerint indifferens inger esetében is lényegében motivációs változás lenne, ez a motivációs változás azonban, legalább is a Berlyne által adott interpretáció szerint nem drive redukciónak, hanem inkább drive indukciónak felel meg.

Megerősítés kontiguitás nélkül?

Az eddig ismertett demonstrációs példákat abban a sorrendben prezentáltuk, ahogy a megerősítő momentum identifikálása egyre körülményesebbnek bizonyult. A nehéz esetekben (szenzoros prekondicionálás, látens tanulás, indifferens inger megerősítő hatása) végső argumentumunk következetesen az volt, hogy az összekapcsolódó események sajátos időviszonya, a kontiguitás kivétel nélkül minden esetben adott. Ezzel azt kívántuk sejteni, hogy a megerősítés legrejtettebb formái magában a kontiguitásban valósulhatnak meg. Ezt később, a XI. fejezetben konkrétebben is megkíséreljük majd bizonyítani. Egyelőre csak annyit, hogy a kontiguitás fizikai értelemben nélkülözhetetlen feltétele a tanulásnak és annak is, hogy ha van egyáltalán megerősítő hatás, az érvényesülhessen. E triviálisnak tűnő megállapítással markáns ellentétben most azonban a tanulásnak egy olyan különös példájával kell szembenéznünk ahol a megerősítő esemény félreismerhetetlenül adott, de közte és a megerősítendő inger között olyan enormis az időtávolság, hogy azt semmiféle meggondolással nem tekinthetjük már kontiguitásnak. A jelenséget demonstráló modell kísérlet (**Garcia, Ervin, Koelling**, 1966) a következő.

A kísérleti patkány spontán ivási aktusaival (sacharinnal ízesített víz) egyidejűleg, automatikusan fény és hangingereket is prezentálnak. Ez a komplex, íz-fény-hanginger kombináció szerepel feltételes szignálként. A szignál prezentálását követően röntgen sugárzásnak teszik ki az állatot, aminek hatására, általában nem korábban, mint egy, esetenként három órával később, főként gastrointestinalis jelenségekben megnyilvánuló, az akut sugárártalomra jellemző, betegségi tünetei mutatkoznak. A procedúra eredményeként az állatok a későbbi ellenőrzések során határozott averzióval (ill. a betegség tüneteivel) reagálnak az egyébként ismertén kedvelt sacharin oldatra. A sacharin oldattal együtt prezentált fény és hangingerek közömbösek maradnak. A kísérlet ellenpróbájaként, egy másik állatcsoportnál

ugyanazt az ingerkombinációt fájdalmas elektromos sokkkal erősítik meg. A procedura eredményeként a tesztelés során, az előbbivel ellentétben a fény és hanginger bizonyul averzív hatásúnak, a sacharin oldat viszont közömbösnek.

A jelenséget először gamma besugárzással keltett betegség kapcsán figyelték meg, (**Garcia, Kimeldorf és Koelling**, 1955), de azóta számos más ágenssel (apomorphin, LiCl, toxinok, vitamin deficienciák) indukált tünetek kapcsán is megerősítettek. A korábban követett elemzéshez hasonlóan elsősorban azt állapítjuk meg, hogy az alkalmazott procedura formálisan a klasszikus kondicionálásnak felel meg. A CS a kombinált íz-fény-hang, az US, tehát a megerősítés, pedig a betegség, amely azonban ezúttal legjobb esetben egy órával követi a CS-t. Számunkra, a jelenlegi összefüggésben, a hagyományos kondicionálási procedura tapasztalatai alapján teljesen inadekvát időviszony jelenti a problémát. Ugyanez a probléma a terület aktív kutatóinak a figyelmét sem kerülte el, de fontosságát jelentősen beárnyékolta egy, a tanulási folyamat természetét illető általánosítás. Ennek lényege az, hogy az összekapcsolható ingerek vagy válaszok, a hagyományos felfogással ellentétben, nem ekvivalensek, hanem feltehetően a species filogenetikai múltja bizonyos kapcsolatok létrejöttét valószínűsíti, másokét viszont kevésbé valószínűvé teszi vagy ki is zárhatja (**Seligman**, 1970).

A bemutatott kísérlet azt demonstrálja pregnánsan, hogy a gastrointesinalis szférában bekövetkező események (betegség tünetek) elsősorban, vagy kizárólag íz és szag, tehát a táplálkozási funkciókkal közvetlenül és öröklötten kapcsolatban álló ingerekkel, exteroceptív ingerek pedig exteroceptív megerősítőkkel mutatnak hajlamot az összekapcsolódásra. Az előbbi hajlam olyan robusztus – vélik egyes szerzők – hogy még több órás idői távolságot is képes áthidalni. Ez az interpretáció az adaptivitás szempontjából is meggyőzően hangzik, mert beláthatóan arra képesíti az organizmust, hogy csak a betegséget okozó speciális ágenssel szemben védekezzék és ugyanakkor ne kerülje magát azt a nagyobb környezetet, ahol a betegség jelentkezett, amely egészében valóban nem is felelős a betegségért és amelyhez számos más ok miatt ragaszkodhat az organizmus. Köznapi érveléssel, a létrejött kapcsolatban az a „tapasztalat” tükröződik, hogy az emésztőcsatorna zavarait az okozza, amit megeszünk.

Az öröklött kapcsolódási hajlam gondolata logikus és a kísérleti evidenciák is pregnánsan támogatják, de – úgy véljük – mint kezdetben minden jelentősebb általánosítás, túllép érvényessége határain. Későbbi vizsgálatok során megállapítást nyert, hogy a preferenciális kapcsolat-képzésre hajlamos ingerek közt is jelentős fokozati különbségek mutatkoznak (**Kalat és Rozin, 1970**) és a sorrend, pl. ízek esetében nem az „ízességgel” hanem egy önkényesen „kiugró jelleg”-nek (salience) elnevezett ingersajátsággal (**Kalat és Rozin, 1970**) vagy az inger újdonságával (**Revusky és Bedarf, 1967**) függ össze. **Kalat és Rozin (1970)** kísérletei szerint pl. casein hydrolizatum, sucrose, NaCl és vanília oldatok, a leírt sorrendben mutatnak hajlamot, gastrointestinalis tünetek kapcsán, averzív szignál-képzésre. E sorrendben részben szintén a filogenetikai tapasztalat juthat kifejezésre, amennyiben a romlott fehérje nyilvánvalóan gyakrabban társult betegséggel, mint szénhidrátok vagy sók. A vanília oldat gyenge szignál-képző hajlama az újdonság hipotézist ugyan nem támogatja, de lehet, hogy a „kiugró sajátság” és az újdonság két független és inkább kompetitív, mint rokon faktor.

Megállapítást nyert az is, hogy bizonyos specieseknél (pl. fürjnél) a betegséggel indukált averzió inkább társul optikai, mint ízingerekkel (**Wilcoxon, Dragoin és Kral, 1971**). Ezt a tényt a madarak és rágcsálók optikai és ízanalizátorainak jól ismert különbségei békíthetik ki a filogenetikai szemponttal. A közelmúltban azonban (**Best, Best és Mickley, 1973**), a korábbi megállapításokkal éles ellentétben az is kiderült, hogy környezeti optikai ingerek (pl. a kísérleti apparátus látványa) is potens averzív szignálokká válhatnak, abban az esetben, ha ezek a betegséggel (apomorhin) egyidejűleg, vagy relatíve szoros kontiguitásban hatottak és akkor ha az állatnak a megerősítés előtt nem adtak lehetőséget arra, hogy igyon, azaz, hogy orális szignálokat hasznosíthasson. A kísérletből világosan az következik, hogy exteroceptív ingerek alkalmasak arra, hogy a betegség szignáljaivá váljanak, akkor, ha egyrészt hatásukkal nem interferálnak a táplálkozással kapcsolatos ingerek, másrészt, ha a betegség tüneteivel kontiguitásban hatottak. Ez a kísérlet tehát nem cáfolja azt a fontos következtetést, hogy a kapcsolatképződésben a genetikai determinációnak jelentős szerepe van, de nem feltétlenül indokolja azt az extrém általánosítást, amelyet például **Kalat és Rozin (1970)** cikkének címe is sugall, hogy a prepotens inger „kiugró

sajátsága” a temporalis kontiguitást hatálytalanítja: „Salience: factor which can override temporal contiguity in taste aversion learning.” Best és munkatársai kísérlete, ahogy ők maguk is megállapítják megerősíti, hogy orális ingerek hatékonyabb averzív jelzők mint optikai ingerek, de az ízingerek és a betegségtünetek közti kontiguitást egyértelműen ez nem zárja ki még. És ezzel visszajutottunk a bennünket elsődlegesen érdeklő kérdéshez, nevezetesen ahhoz, hogy valóban érvénytelen-e a kontiguitási törvény a tanuláshoz ebben a speciális esetben. Véleményünk szerint érvényesül és ennek feltételezésére elsősorban **Best** és munkatársai kísérlete ad alapot. Nyilvánvaló egyrészt az, hogy exteroceptív ingerek ebben az esetben is csak akkor válnak averzív szignálakká, ha kontiguitásban hatottak a betegséggel. Mechanizmus szempontjából, tekintetbe véve az exteroceptív ingerek által keltett rövidéletű funkcionális nyomokat ez magától értetődőnek látszik. Az észlelésben és szaglásban szereplő, tehát humorális ingerek esetében azonban más a helyzet. Ezek első hatásukat (ivás) követően az emésztőcsatornába kerülve felszívódnak és a keringésbe kerülnek. Hogy ízértékelést nem csak orálisan hanem intravénásan adott ízes anyagok is kelthetnek az közismert (pl. a régebben rutinszerűen alkalmazott keringési idő mérések módszereiből is.) A keringésbe került ízingerek potenciális hatását tehát, mindaddig míg lebontás vagy kiürülés révén hatásukat veszítik (ami esetenként több órát vehet igénybe) feltétlenül tekintetbe kell vennünk. A vonatkozó irodalom ezzel a lehetőséggel alig, a betegség alatt, regurgitációval a gyomorból a szájba visszakerülő ízingerekkel pedig mint „utóízérzékeléssel” csak elvileg számol, de számunkra érthetetlenül, igen bizonytalan evidenciák alapján gyakorlatilag elutasítja. (**Domjan** és **Wilson**, 1972; **Rosin**, 1969; **Garcia** és **Ervin**, 1968.) Egyike az utóíz hipotézis elleni evidenciáknak az a lelet (**Rosin**, 1969), hogy magas sacharin koncentrációjú oldat ivását követő apomorphin megerősítés eredményeként a tesztelés során a patkány egy alacsonyabb koncentrációjú sacharin oldatot részesít előnybe egy hígabbal szemben. Az érvelés az, hogy ha a sacharin „utóíze” lett volna felelős a szignál képződésében akkor a patkány az alacsony koncentrációjú oldatot kerülné, mert a „nyállal történő hígulás” miatt feltételezhetően ez hatott kontiguitásban a betegség tüneteivel. Mi úgy véljük sokkal egyszerűbb és meggyőzőbb az a magyarázat, hogy a sacharin averzív szignállá vált és

az állat ha mást nem ihat azt az oldatot issza, amelyik a legkevesebb sacharint tartalmazza.

Ahogy az alábbi idézet bizonyítja, az utóíz hipotézis – azaz a kontiguitás – cáfolata a terület egyes kutatói számára azért fontos, mert ez véglegesen kibékíthetetlenné tenné a felfedezett jelenséget a tanulás hagyományos koncepcióival:

„There has been some interest in explaining all the results of taste-aversion studies in terms of aftertastes in an effort to reconcile the results to traditional learning theories.” (Kalat és Rozin, 1970, 196. o.)

Mi ezzel szemben azon a véleményen vagyunk, hogy a kontiguitás tagadása nem a tanulás hagyományos teóriáinak, hanem a tanulás materiális értelmezésének tagadásával egyértelmű, tehát olyan eljárás, amely a mosdóvízzel együtt a gyereket is kiönti a teknőből. A betegséggel megerősített íz-averzió jelensége nem a kontiguitást, hanem a társíthatóság ekvivalenciájával kapcsolatos hagyományos nézetet cáfolja, felettebb hatásosan. Ez a jelenség felfedezésének teoretikus érdeme. A kontiguitás elutasítását az tenné számunkra indokolttá, ha egy néhány percen belül bizonyíthatóan hatástalanná váló ízinger jelzőjévé válna egynéhány órával később jelentkező betegségnek. Ilyen adat pillanatnyilag nincs és úgy véljük, hogy nem is lesz. Ha mégis, akkor kénytelenek leszünk szembenézni az időn kívüli fizikai kölcsönhatás jelenségének misztériumával. Addig azonban az ismertetett jelenség a kontiguitás és megerősítés egy speciális és tanulságos esete marad.

VIII. FEJEZET

A megerősítési koncepciók ellentmondásai

A pavlovi koncepció és a megerősítés

A megerősítés fogalmát a pszichológiai irodalom **Pavlovtól** vette át, ezért ellentmondásnak tűnhet, hogy Pavlov tanulási koncepcióját általában nem megerősítéses, hanem kontiguitásos koncepcióként tartják számon. Mi ennek az oka? Az egyik az, hogy a tanulás szükségszerű feltételeinek számbavétele kapcsán **Pavlov** a

feltételes (CS) és feltétlen (US) inger időbeni kontiguitásának nyomatékos hangsúlyozása mellett a megerősítésről, mint független feltételről nem emlékezik meg. Ezt azonban természetesnek is tarthatjuk, hiszen az összekapcsolandók egyikét, az US-t **Pavlov** a feltételes reflexes kapcsolat nélkülözhetetlen elemének és egyúttal megerősítő hatásának is tartotta, számára az US-ÚR mechanizmus egyértelmű volt a megerősítéssel. A kontiguitási feltétel tehát esetében automatikusan magában foglalja a megerősítést is, a megerősítés független kiemelése csak redundánsa tette volna a feltételek definiálását. Hogy az angolszász tanulási irodalom ezt nem méltányolta, annak lényegében két oka van. Egyik ok az, hogy azt a neurofiziológiai interpretációt, amelyet **Pavlov** a feltételes reflex képződésével kapcsolatosan proponált, és ami lényegében a megerősítés mechanizmusával volt azonos, érdektelenül vagy éppen averzióval fogadták. A másik ok az volt, hogy az instrumentális reflexszel kapcsolatosan posztulálható megerősítő hatást nem lehetett egyértelműen a feltétlen reflexes mechanizmussal azonosítani. Lássuk először is, hogy mi volt **Pavlov** elképzelése a feltételes reflex mechanizmusát illetően. A következő idézet jól érzékelteti a hipotézis lényegét:

„Any unconditioned or any firmly established conditioned stimulus undorubtedly evokes a state of nervous activity in some definite part of the brain...

During the period of excitation of such centres all other external stimuli which happen to affect the animal are conducted to these centres, and the paths by which they are conducted through the hemispheres become thereby specially markded out. This is the only possible interpretation of the facts.” (Pavlov, 1927, 36-37. o.)

Az idézet azt hiszem, semmi kétséget nem hagy afelől, hogy **Pavlov** számára a kontiguitás több volt egyszerű időviszonynál. A kontiguitás akkor lenne egyszerű időviszony probléma, ha a kontiguitásban párosított ingerek egyenértékűek volnának. Ez azonban nyilvánvalóan nem így van. A fenti idézet két független hipotézist tartalmaz. Az egyik az, hogy az MS domináló izgalmi állapotot hoz létre, amely

abszorbeálja az ezzel egyidejűleg befutó impulzusokat. A másik feltételezés az, hogy az utóbbi impulzusok által bejárt pályák maradandó funkcionális kapcsolatként rögzülnek. Mennyi a realitás ezekben a feltételezésekben? A mögött az elképzelés mögött, hogy a CS impulzusai által bejárt új utak a használat következtében maradandó funkcionális kapcsolatként rögzülnek, **Pavlov** idejében ugyan nem álltak közvetlen evidenciák, de nem is állt ellentétben neurofiziológiai evidenciákkal. A gondolat először, mint a „contiguous excitation” hipotézise **W. James**-nél jelenik meg:

„When two elementary brain-processes have been active together or in immediate succession, one of them, on reoccurring, tends to propagate its excitement into the other.” (W. James, 1890. 566. o.)

Konkrétebb evidenciát csak az elektrofiziológia szolgáltatott ehhez az elképzeléshez pl. a post-etenicus potentiáció jelenségének felfedezésével. (**Lloyd**, 1949; **Eccles**, 1957.) Hogy valóban az utóbbi jelenség áll-e a tanulás során bekövetkező változások mögött, azt illetően mind a potenciáció időviszonyait, mind a használat következményeit illetően alapvető kétségek is felmerültek (**Sharpless**, 1964.) Az a gondolat azonban, hogy funkcionális igénybevétel nélkül materiális nyom keletkezhetne, változatlanul abszurdnak tűnik.

A domináns góc gondolatát **Uchomszki** (1962) kísérleti tényei inspirálták. Ha egy hipotézis jelentőségét heurisztikus értékével mérjük, akkor az utóbbi két évtized eredményei alapján azt mondhatjuk, hogy a domináns góc hipotézise a megerősítési mechanizmus kutatásának egyik legjelentősebb hipotézise. **Pavlov** idejében a hipotézisből eredő konzekvenciák főleg technikai akadályok miatt nem voltak kimeríthetőek. A domináns góc reneszánszának első fázisát **Ruszinov** iskolájának vizsgálatai jelentik. **Ruszinov** (1953; 1959) a domináns góc mechanizmusának modellszerű vizsgálata kapcsán azt az elvi jelentőségű felfedezést tette, hogy a motoros cortex enyhe, önmagában hatástalan anodális polarizációja azt eredményezi, hogy indifferens hang és fényingerek a polarizált régióknak megfelelő mozgásokat váltanak ki. Az a megfigyelés, hogy a jelenségnek köze lehet a tanulás megerősítési mechanizmusához, elsősorban az a megállapítás bátorította **Ruszinovot**, hogy a hatás

jelentősen túlélte a polarizációt. Ezt követően hasonló hatásokat a központi idegrendszer más, többek közt motivációs funkciókat reprezentáló területeiből, például a hypothalamusból is ki lehetett mutatni: (**Pavlygina** 1956.) A jelenség létezését azóta számos más laboratórium is megerősítette (**Morrel** 1961; **Morrel és Naitoh**, 1962.) A domináns góc hipotézis karrierjének második fázisa azzal a felfedezéssel kezdődött, hogy természetes megerősítő hatások kapcsán az idegrendszer számos területeiből a polarizáció természetével analóg DC potenciálváltozásokat lehetett kimutatni. (**Rowland and Goldstone** 1963.) Ezt a leletet azóta számos más szerző is megerősítette. Vizsgálatokat végeztek a lassú potenciálváltozásokkal kapcsolatos elemibb pl. synaptikus változások elemzésére is, és microelectródás polarizációval sejtszinten is sikerült a domináns hatással analógiában álló mechanizmus verifikálni (**Bures és Buresova**, 1967.)

A fenti tények idézése távolról sem meríti ki a lassú potenciál változásokkal kapcsolatos eredményeket, csupán arra kívántam rámutatni, hogy a **Pavlov** által feltételezett feltétlen reflexes megerősítő funkció a vizsgálatok legióját indította el, nyomatékot adott egy olyan jelenség kutatásának, amely nem volt ugyan ismeretlen (**Goldring és ÓLeary**, 1951; 1952; 1957), de amelynek a funkcionális jelentősége obskurus volt, és minden eddigi megközelítésnél eredményesebbnek bizonyult a megerősítési funkció intim neurofiziológiai mechanizmusának megközelítésében.

Ha a DC potential változások, és a megerősítés kapcsolata végleges megerősítést nyer, akkor az az ironikus helyzet állhat elő, hogy a megerősítési funkció körül kialakult végtelen vitákat egy kifejezetten nem-megerősítésesnek deklarált koncepció fogja rövidre zárni. Valójában feleslegessé válna ezzel mindaz, amit a teoretikus pszichológia a megerősítés kapcsán a negyvenes évektől máig felhalmozott? Az a sejtésünk, hogy nem. Egyelőre távol vagyunk attól, hogy a megerősítés kapcsán észlelt DC potenciál változást a megerősítés egyértelmű indexének tarthatnánk. A jelenség egyrészt csak a megerősítés maximális feltételei mellett, tehát erősen motivált állapotban mutatható ki (**Rowland** 1968; **Irvin és Rebert**, 1970) másrészt bonyolult kölcsönhatások eredőjeként jelenik meg. Maga a DC változás, vagy a mesterségesen létrehozott anodális polarizáció a megerősítés feltételeit illetően egyelőre semmit nem ad hozzá ahhoz, amit már eddig is tudtunk. A DC potenciál ugyanúgy nem oldja meg

maradéktalanul a megerősítés mechanizmusát, mint ahogy az emléknymért felelős kémiai anyag identifikálása nem oldaná meg az engramm kialakulásáért felelős dinamikai mozzanatok problémáját. A DC potenciál változás, még ha megbízható és általános érvényű indexnek is bizonyulna, mechanizmusát tekintve nem eléggé egyértelmű jelenség ahhoz, hogy a megerősítés rivális koncepcióit illetően döntést hozhatna. Az a paradox tény, hogy domináns fókusz csak anodális, tehát ismeretes gátló hatású polarizációval hozható létre arra utal, hogy a megerősítő hatás valamilyen módon gátlással állhat kapcsolatban. A kéreg felszínén alkalmazott pozitív polarizációs hatás ugyan úgy is értelmezhető, mint egy dipólus hatás, amely a mélyben, tehát a pyramissejtek rétegében izgalmi jellegű, kathodális hatásnak felel meg, ezt az érvet azonban erősen kétségessé teszi az a meggondolás, hogy subcorticalis területekben (**Pavligina**, 1956), ahol a szerkezeit adottságok a dipólus hatást nem magyarázzák, ugyancsak anodális polarizáció hatásos (**Morrell**, 1961). A gátlás és a megerősítés paradoxnak tűnő viszonyával saját álláspontunk kifejtésekor majd részletesebben is foglalkozunk. Egyelőre térjünk vissza a pavlovi megerősítés koncepció vitás pontjainak elemzéséhez. Az első kérdés, amelyet meg fogunk vizsgálni a megerősítés motivációs problémája. A második kérdés azzal a kérdéssel lesz kapcsolatos, hogy mit erősít meg a megerősítés.

Lássuk tehát, hogy miért jelent a motiváció problémát **Pavlov** tanulási koncepciójában. Röviden erre a kérdésre az a válasz, hogy azért, mert **Pavlov**, vagy a pavlovi iskola nem csinált problémát a motivációból. **Pavlov** a megerősítést akár pozitív, azaz biológiailag előnyös, vagy negatív tehát károsító hatású megerősítő ágensről volt szó, a feltétlen reflex kiváltásához kötötte. A negatív megerősítés, abból a szempontból nézve, hogy önmagában minden előzetes feltétel nélkül alkalmazva megerősítő hatású, látszólag kevésbé problematikus, mint az előbbi. A fájdalom averzív hatásának az esetek többségében nincsenek előzetes feltételei (a kivételektől egyelőre tekintsünk el a gondolatmenet kedvéért.) A táplálék a szájban azonban minden körülmények között csak akkor megerősítő hatású, ha az állat éhes, vagy ahogy ma mondjuk, motivált. Ezt természetesen **Pavlov** is jól tudta, és mint gyakorlati feltételt alkalmazta is. Mint szisztematikusan kontrollálható közti változót vagy teoretikusan mint szükségszerű feltételt azonban nem vette tekintetbe. A táplálkozási

központ működési sajátosságait tárgyaló előadásban **Pavlov** (1928; 147. o.) világosan tanúságot tesz arról, hogy számolt a probléma bonyolultságával. Ebben az előadásban bámulatra méltó világossággal következtet a táplálkozást szolgáló központi mechanizmusok néhány olyan alapvető sajátosságára (pl. reciprok gátló hatásokra), amelyekre csak a hypothalamus szabályozási mechanizmusainak konkrét vizsgálata kapcsán derült fény, de az éhség, mint motiváló állapot és a táplálékfelvétel, mint konzummatív aktus elkülönítésének szükségessége nem merült fel benne. **Pavlov** a megerősítő hatást az US hatásával kapcsolta össze, a fenti megfontolásból azonban nyilván következik, hogy a megerősítő hatás nem lehet azonos az US feltétlen hatásával, ha a megerősítő hatásnak van egy további feltétele is. A megerősítés mozzanata ugyan nyilvánvalóan a táplálékfelvétellel függ össze, de ebből nem következik szükségszerűen, hogy a megerősítő hatást az UR megjelenéséért felelős mechanizmussal azonos. Az a tény, hogy a táplálék végső soron megszünteti a megerősítés feltételét, az éhséget, világosan arra utal, hogy a táplálék azzal egyidejűleg, hogy a táplálékfelvétellel kapcsolatos konzummatív aktusokat mozgósítja, valamilyen módon egyúttal a motivációt is megváltoztatja. A motivációnak ez a változása azonban nem szükségszerűen azonos magával a táplálkozási aktusnak a mechanizmusával. Ez a gondolatmenet implicit a megerősítés drive redukciós mechanizmusát idézi fel. Valójában azonban, mint ahogy később rá fogunk mutatni, a drive és konzummatív funkciók viszonyával a drive redukciós teória sem tudott sikeresen megbirkózni. A konzummatív megerősítési hipotézis (**Sheffield**, 1966 a és b; **Glickman** és **Schiff**, 1967) a megerősítés feltétlen reflexes koncepciójának modern és korszerűsített változata, amellet, hogy hasonló sérülékeny pontjai vannak, mint az utóbbinak, bizonyos vonatkozásokban figyelemreméltó eltéréseket is mutat, ezért a későbbiekben még vissza fogunk térni a tárgyalásra.

Az effektus törvény és a drive redukciós principium

A nagy átfogó természeti törvényszerűségek általában egyszerűségükkel nyűgöznek le bennünket. Valami ilye oka lehet annak is, hogy a **Thorndike** (1908) által megfogalmazott effektus törvény, illetve a belőle a **Hull** (1943) iskola által (**Miller** és **Dollard**, 1941) leszármaztatott drive redukciós hipotézis évtizedeken át a megerősítés

egyeduralkodó teóriája volt, kísérletek tömegét inspirálta, teoretikus értelemben pedig azonosult magával a megerősítési állásponttal.

Az effektus törvény valóban olyan rendkívül egyszerű összefüggést állít, ami a józan, tudományosan elfogulatlan és a biológiai korszellemtől áthatott megfigyelőre egyaránt az evidenciaélmény erejével hat. Az állítás lényege maximális egyszerűsítésben az, hogy cselekvéseink előnyös vagy előnytelen következményei döntik el, hogy a megfelelő szituációban nagyobb vagy kisebb valószínűséggel fognak-e jelentkezni e cselekvések. Természetesen felmerül a gondolat, hogy lényegében a jól ismert, ősi filozófiai principium, a hedonizmus elve bújik meg a szakmai terminusok mögött. Formálisan ez valóban igaz, valójában azonban nem, mert az ok és okozat viszonya a két elvben fordított. A hedonizmus elv szerint a cselekvés rugója a cselekvés következményeinek a priori ismerete, az effektus törvény szerint viszont az ok eredetileg következmény. Végző soron azonban a következményből ok lesz, ennyiben az effektus törvény és a hedonikus elv szerinti viselkedés végző megjelenésében azonos. Lehetséges, hogy épp ebben rejlik az effektus törvény rendkívüli vonzóereje, hogy tudniillik briliánsan egyszerű **mechanikus** magyarázatát adja annak, hogy az élőlények miért viselkednek általában úgy, mintha tudatosan csak érdekeik kielégítés érdekelné őket.

A mechanikus magyarázat sikeréért azonban súlyos árat kellett fizetni, a tanult magatartásnak az effektus törvény szerinti interpretációja mögött ugyanis egy súlyos logikai paradoxon húzódik meg. Ez az, hogy a feltételezett megerősítő hatásnak időben visszafelé kell hatnia. A cselekvés következménye, mint megerősítő hatás akkor jelentkezik, amikor a cselekvés maga már lezajlott. Megjegyezzük, hogy az ellentmondás nemcsak az effektus törvény, hanem a drive redukciós hipotézis, sőt mint ahogy később a kondicionálás idői paradoxona c. fejezetben ki fogjuk fejteni a klasszikus kondicionálás esetére is áll. Annak ellenére, hogy lényegi ellentmondásról van szó, amelyet mindmáig nem sikerült meggyőzően elhárítani, ez nem vezetett a teória hitelének komoly csökkenéséhez. Ha az effektus törvény idejétmúlttá vált, az mint jól ismert, elsősorban annak következménye, hogy **Thorndike** a cselekvés következményeinek leírására súlyos szubjektív konnotációkkal terhelt és fizioilógailag interpretálhatatlan fogalmakat (satisfaction, discomfort etc.) használt. Az a magyarázat,

hogy ezek mögött magatartási automatizmusok állhatnak, amelyekkel az organizmus fenn akar tartani, vagy kerül bizonyos állapotokat, nem vált meggyőzővé. Az effektus törvény interpretálásának szubjektív jellegét sikeresen csak **Hull** (1943) tudta elhárítani a motiváció fogalmak implikálásával, tehát egy olyan fogalommal, amely az effektus törvény megfogalmazásakor még nem volt használatban, vagy legalább is nem volt szilárdan megalapozott. Az effektus törvény praktikus értelemben, tehát mint a tanulási szituációban megfigyelhető konkrét jelenségek közti viszonyt kifejező törvényszerűség, természetesen változatlanul érvényben maradt a teoretikusok többsége, sőt olyanok számára is, akik magukat határozottan nem-megerősítéses teoretikusoknak tekintették (pl. **Guthrie** (1935)).

Fentebb azzal a gondolattal indultunk el, hogy a drive redukciós hipotézis fő vonzereje talán egyszerűségében rejlik. Az előbbi ellentmondás és az alább sorra kerülők viszont azt a gyanút is kelthetik, hogy az egyszerűség valójában, mint számos más esetben is, fatális ellentmondások révén valósult csak meg. Felismert ellentmondásai miatt a drive redukciós hipotézist évtizedeken át folyamatos támadások érték, amelyeket ha megtépázva is, de túlélte. A legsúlyosabb nehézséget a hipotézis apológétái számára az a vonása jelentette, amelyet a **Thorndike** féle koncepcióból örökölt. Az a nehézség a következő.

Az effektus törvény eredeti megfogalmazás szerint dualis megerősítéses teória volt, mert a cselekvés kielégítő (satisfying) következményeiben egy kapcsolatokat erősítő, pozitív, a kényelmetlen vagy károsító (discomforting annoying) következményekben pedig egy kapcsolatokat gyengítő, tehát negatív megerősítő hatást látott. Utóbbit **Thorndike** (1932) teoretizálása késői korszakában reálisnak tűnő indokok alapján elvetette. A negatív megerősítő hatás kísérleti tapasztalatai szerint összehasonlíthatatlanul jelentéktelenebbnek látszott, mint a pozitív megerősítő hatás, másrészt az a tény, hogy pozitív megerősítéssel látszólag ellentétes célokat szolgáló viselkedési formák (approach és avoidane) egyaránt kialakíthatók, fölöslegessé tette külön büntető megerősítő hatás tételezését. A negatív megerősítés hipotézisének elvetése monisztikussá, tehát ebben az értelemben elegánsabbá tette a teóriát, de következményeit tekintve fatalisnak bizonyult. A monisztikus megoldás problémájának súlyosságát már a drive redukciós principim első megfogalmazásakor

maga **Hull** is észrevette, és felmerült benne, hogy esetleg tarthatatlan. Az azóta ezzel kapcsolatosan felmerült kísérleti evidenciák tovább fokozták ezt a kétséget, és talán ez készítette **Millert** (1963) a drive redukciós elv egyik legkövetkezetesebb apologétáját arra a pesszimista konklúzióra, hogy a drive redukció erős formája érvényességének sanszait ő sem becsüli többre ötven százaléknál. (A drive redukciós hipotézis erős formája szerint minden tanulás folyamat drive redukciót feltételez megerősítésként.) E végsőnek látszó pesszimista konklúzió sem riasztotta el azonban egy olyan újabb alternatív hipotézis proponálásától (gomechanizmus, 1963), amely ismételten a drive redukciós hipotézis túlélését volt hivatott szolgálni. E kísérlet elvben valóban elhárítani látszik a hipotézis egyik paradoxonát, de véleményünk szerint nem azt, amelyet **Miller** eredetileg szándékozott célba venni, és amit ő félelem-fájdalom paradoxonként jelölt, hanem azt a paradoxont, amit mi fentebb a megerősítés retroaktív hatásában láttunk, és amit a későbbiekben, mint a kondicionálás idői paradoxonát fogjuk közelebbről szemügyre venni. Először azokat az ellentmondásokat vizsgáljuk meg, amelyekről már **Hull** is tudott.

